1938 N1

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ
МАТЕМАТИЧЕСКИХ
И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

CLASSE DES SCIENCES
MATHÉMATIQUES
ET NATURELLES

SÉRIE BIOLOGIQUE

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА MOSCOU

ИЗВЕСТИЯ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва ★ 1938

Ответственный редактор — академик-секретарь
Отделения математических и естественных наук
акад. А. Е. Ферсман

Редакционная коллегия — Президиум Биологической группы ОМЕН:
акад. В. Л. Комаров, акад. С. А. Зернов
и акад. Б. А. Келлер

Редактор серии Н. И. Малаховский

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

ПАМЯТИ АКАДЕМИКА А. Н. СЕВЕРЦОВА

19 декабря 1936 г. на 71-м году жизни скончался академик Алексей Николаевич Северцов. В лице А. Н. Северцова сошел в могилу наиболее выдающийся представитель современной морфологической мысли, основатель большой школы морфологов-эволюционистов.

Алексей Николаевич Северцов, сын весьма известного зоолога-исследователя Средней Азии Николая Алексеевича Северцова, учился в Москве у профессора М. А. Мензбира и, по окончании университета с золотой медалью, был оставлен в 1890 г. при университете для подготовки к профессорскому званию.

Уже в 1893 г. он был зачислен в число приват-доцентов Московского университета, где он в 1895 г. защитил магистерскую диссертацию на тему «Развитие затылочной области низших позвоночных». Следующие три года А. Н. Северцов провел в заграничной командировке, одним из результатов которой была его докторская диссертация «Метамерия головы электрического ската». С 1898 г. А. Н. Северцов ведет преподавательскую работу в качестве профессора Юрьевского, затем Киевского (с 1902 г.) и, наконец, Московского (с 1911 г.) университетов. Везде он привлекает молодежь, организует центры научно-исследовательской работы и в результате оставляет после себя целый ряд учеников, с успехом ведущих сейчас научно-педагогическую работу в различных вузах Союза. В 1920 г. А. Н. Северцов был избран действительным членом Всесоюзной Академии Наук. В 1930 г. он оставляет преподавание и основывает небольшую вначале лабораторию эволюционной морфологии АН СССР, которая затем разрослась в Институт, названный его именем.

Первые исследования А. Н. Северцова, в том числе обе его диссертации, касались вопросов, стоявших в то время в центре внимания морфологов-эволюционистов, именно проблемы метамерии головы позвоночных животных. Эти в высшей степени тщательные работы дали много нового и значительно прояснили один из наиболее трудных и запутанных вопросов морфологии позвоночных. В результате А. Н. Северцов сразу выдвинулся в ряды первоклассных европейских ученых. Из дальнейших работ А. Н. Северцова

следует отметить большую монографию, посвященную морфологии конечностей низших наземных позвоночных. В этой действительно классической работе выдвинута и своя теория происхождения конечностей пятипалого типа, в высшей степени солидно обоснованная эмбриологическим, сравнительно-анатомическим и палеонтологическим материалом. Интересно отметить, что, в отличие от большинства таких работ, здесь А. Н. Северцов подверг изучению не только скелет, но и мышцы и нервы. Такое комплексное изучение проводилось затем и в дальнейших работах, посвященных эволюции низших позвоночных. Число этих работ весьма значительно и во всех них неизменно бросается в глаза тщательность обработки материала, новизна фактов и оригинальность их освещения. Весь этот научный материал использован затем А. Н. Северцовым для более широких обобщений. И как раз в этом ему в особенности удалось найти свои оригинальные пути. Если в первом периоде своей деятельности А. Н. Северцов концентрировал свое внимание в основном на разработке наиболее интересных вопросов сравнительной анатомии — метамерия головы, теория черепа, теория конечностей, эволюция висцерального аппарата и т. д., то во втором периоде, который можно назвать «московским», на первый план выдвигаются еще более широкие проблемы. Прежде всего на основании результатов всех его предыдущих, а также и ряда новых специальных исследований строится филогения низших позвоночных и перерабатывается их система. Кроме того, разрабатывается проблема соотношений между онтогенезом и филогенезом и вопросы морфологических закономерностей эволюционного процесса. Вопросы эволюционной теории привлекали внимание А. Н. Северцова, конечно, уже гораздо раньше, и даже в некоторых первых его работах видно стремление использовать данные эмбриологии и сравнительной анатомии для дальнейшей ее разработки. Он с большим интересом останавливался на существовании коррелятивных зависимостей в развитии отдельных органов, на закономерных сдвигах в развитии (явлениях гетерохронии) и пытался связать последние с определенными направлениями эволюционного процесса. Он обращал особое внимание на явления редукции и отражения таких процессов на онтогенезе (развитие конечностей у змееобразных ящериц), на развитие органов, преобразованных в результате односторонней адаптации (конечности хамелеона). Однако только после накопления весьма значительной базы, в виде огромного фактического материала, собранного на основании систематических собственных исследований, после длительного периода научного искания, А. Н. Северцов решается выступить в печати со своими мыслями по вопросам о закономерностях эволюционного процесса. Прежде всего это было им сделано в «Этюдах по теории эволюции» (1912 г.). В этой большой работе подвергается критическому рассмотрению «биогенетический закон» Фр. Мюллера и Э. Гек-

келя и разбирается во всей полноте вопрос о соотношениях между онтогенезом и филогенезом. При этом приводится основная мысль о преобладающем значении эмбриональных изменений для филогенетических преобразований организмов. Эти изменения впервые возникают не во взрослом организме, как это себе представлял Э. Геккель и как это было развито затем и А. Вейсманом, а у эмбриона, или во всяком случае у молодого, еще развивающегося животного. В первом случае изменяются самые зачатки органов, и тогда историческое развитие организма связано с полным выпадением анцестральных признаков, которые могли бы дать указания на происхождение данного органа. Такие изменения зачатков А. Н. Северцов назвал архаллаксисами. Во втором случае изменяются конечные стадии морфогенеза, происходит продление развития или «надставка» стадий. Только в этом случае эволюции путем надставок или «анаболии» сохраняются в более или менее измененном виде начальные фазы развития органов более далеких предков данного животного. Только в этом случае в онтогенезе наблюдается рекапитуляция анцестральных признаков, как это выражено в биогенетическом законе. Таким образом значение последнего не отрицается, но в значительной степени ограничивается. В дальнейшем А. Н. Северцов дополнил эти соображения еще многими новыми фактами (главным образом из истории развития личиночных форм у костистых рыб, 1927), которые заставили его, между прочим, ввести и еще одну категорию эмбриональных изменений — уклонения в развитии или «девиации», в результате которых возможна частичная рекапитуляция ранних стадий. Таким образом А. Н. Северцовым был всесторонне разработан вопрос о значении эмбриональных изменений для эволюции, а тем самым разобрана и вся проблема соотношений между онтогенезом и филогенезом. Результаты этой работы были сформулированы в виде ряда положений, названных теорией филэмбриогенеза.

В небольшой книге, вышедшей в 1914 г. под названием «Современные задачи эволюционной теории», А. Н. Северцов затрагивает еще целый ряд общих проблем эволюции: прогресс и регресс в эволюции, дивергенция, конвергенция и параллелизмы в развитии, монофилия и полифилия. В этой же книге им впервые подробно развита «гипотеза корреляций», согласно которой эволюция идет путем подбора, соответственно меняющейся среде, наследственных изменений лишь немногих признаков, непосредственно связанных в своем значении с данной средой. С этими изменениями связан, однако, целый ряд коррелятивных изменений в органах, функционально связанных с органами, испытавшими указанные первичные изменения. Эта гипотеза дает в самом деле весьма убедительное разрешение нелегкой проблемы коадаптации органов. В 1925 г. вышла интересная книга об «Основных направлениях эволюционного процесса» и в 1931 г. большая специальная работа, посвященная вопросу

о редукции органов. В этом исследовании А. Н. Северцов устанавливает два различных типа этой редукции: 1) «рудиментацию», захватывающую все стадии онтогенеза, и 2) «афанизию», т. е. дегенерацию органа на более поздних стадиях развития. Эти различные типы редукции он связывает с основными типами эмбриональных изменений посредством изменений зачатков (рудиментация) и посредством надставок, в данном случае посредством выпадения конечных стадий морфогенеза.

Все более общие вопросы, касающиеся закономерностей эволюционного процесса, так же как и выводы относительно филогении низших позвоночных, были затем сведены в большой книге, напечатанной в 1931 г. в Германии под заглавием: «Die Morphologischen Gesetzmässigkeiten der Evolution», книге, которая уже переведена на русский язык и в известной степени дополнена новыми материалами. Воззрения А. Н. Северцова приобретают в этой книге действительно вполне целостный характер. Они сведены в виде «морфобиологической теории филогенеза». В этой теории эволюция многоклеточного животного рассматривается прежде всего в связи с изменениями во внешней среде. Изменения внешней среды (в широком смысле) вызывают прежде всего соответственные преобразования в тех органах, которые непосредственно задеваются этими изменениями, т. е. в некоторых «эктосоматических» органах; изменения эктосоматических органов неизбежно влекут за собой изменения тех «эндосоматических» органов, которые находятся в функциональной связи с первыми. Таким образом, рассматривая эволюцию организмов в целом, А. Н. Северцов различает первичные изменения — «проталлаксисы» и вторичные, коррелятивные изменения или «дейталлаксисы», благодаря которым всегда восстанавливается гармоничность всей организации. Разбирая закономерности процесса приспособительного изменения целых организмов соответственно меняющейся среде, А. Н. Северцов различает следующие главные направления эволюционного процесса, которыми достигается биологический прогресс, т. е. победа в борьбе за существование: «ароморфоз», или общий подъем организации на высшую ступень, связанный с поднятием жизнедеятельности животного и характеризующий возникновение новых прогрессивных групп животного царства, и «идиоадаптацию», т. е. приспособление к данным частным условиям существования, которое может при крайнем ограничении среды привести и к специализации. Биологический прогресс может, однако, по А. Н. Северцову, достигаться также путем ценогенеза (в узком смысле слова), т. е. путем выработки новых приспособлений эмбриона или личинки к их специфическим условиям существования, приводящих к более или менее значительному сокращению гибели молоди, и, наконец, при некоторых условиях внешней среды, путем регрессивного развития, связанного, например, с сидячей жизнью, паразитизмом и т. п.

Рассмотрев общие пути эволюции животного организма, А. Н. Северцов проводит затем более глубокий анализ этих преобразований и устанавливает целый ряд общих принципов филогенетических преобразований органов. К установленному еще А. Дорном принципу смены функций и клейненберговскому принципу субституции органов и к установленному Л. Плате принципу расширения функций А. Н. Северцов прибавляет еще целый ряд других, именно: принцип разделения функций, принципы субституции функций, уменьшения числа функций, фиксации фаз, интенсификации функций, активации функций, иммобилизации частей, симиляции функций. Во всем этом анализе А. Н. Северцова красной нитью проходит признание неразрывности взаимоотношений между формой и функцией органов, глубокое понимание их взаимной обусловленности. Вообще в этой последней книге А. Н. Северцова особенно ясно выражается стремление охватить наиболее сложные проблемы эволюционного процесса, не раз доставлявшие затруднения дарвинистам, со строго материалистических позиций (как, например, проблема коадаптации, проблема редукции органов, направленность эволюции, значение прогрессивных и регрессивных изменений в эволюции).

Мы должны считать А. Н. Северцова основателем нового направления, которое открывает перед морфологами неограниченные перспективы дальнейших исследований. Северцовская эволюционная морфология не ограничивается изучением родственных отношений между организмами, т. е. установлением их истории (филогении). Она ставит вопрос о закономерностях конкретной истории развития организмов и пытается их охватить на основании детального анализа эмбриологических, сравнительно-анатомических и палеонтологических данных. Этот путь оказался в руках А. Н. Северцова в высшей степени плодотворным. Мы стоим перед новым подъемом морфологии. Будем надеяться, что многочисленные ученики Алексея Николаевича приложат все свои силы к тому, чтобы поддержать знамя советской морфологии на той высоте, на какую его поднял А. Н. Северцов.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

Н. И. ДРАГОМИРОВ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ИНДУКЦИЯ СЕТЧАТКИ У ЗАРОДЫШЕЙ АМФИБИЙ[1]

(*Представлено академиком* И. И. Шмальгаузеном)

Открытая автором морфогенетическая реакция зачатка глаза на соприкосновение с другой частью зародыша представляет собою один из наиболее ярких примеров зависимого дифференцирования органа. В статье изложены результаты опытов над влиянием посторонних образований на структуру развивающегося глаза. Контакт со слуховым лабиринтом легко возбуждает развитие добавочной сетчатки, тогда как обонятельный мешок, ткани мозга и ганглии оказываются неактивными в этом отношении. Примененный в этом исследовании метод создания искусственных индукционных систем позволяет анализировать свойства реагирующего материала и индуктора и отчасти судить о роли контактного взаимодействия в нормальном развитии глаза.

ВВЕДЕНИЕ

Среди проблем, которые предстоит разрешить для обоснования теории онтогенеза, большое внимание привлекает круг вопросов о значении и сущности эмбриональной индукции.

Работы Шпемана и его школы в области механики развития позвоночных животных прочно обосновали положение, что контактное взаимодействие между частями зародыша является важным фактором развития, а именно: доказана способность некоторых закладок побуждать ближайший материал к образованию определенных, дополняющих организацию зародыша, органов и, с другой стороны, необходимость такого побуждения для возникновения или по крайней мере для нормального развития этих органов.

Эту форму корреляции можно выявить, разобщая взаимодействующие компоненты и, пожалуй, еще отчетливее, пересаживая активный зачаток. В последнем случае легко наблюдать, в особенности у амфибий, явное новообразование под влиянием трансплантата — процесс, который принято называть индукцией. Примерами служат индукция хрусталика глазным бокалом и результат пересадки дорзальной губы бластопора, когда трансплантат вызывает

[1] Доложено на научной конференции Института эволюционной морфологии им. акад. А. Н. Северцова АН СССР 28/V 1937 г.

в новом окружении целый ряд процессов, протекающих в нормальной последовательности и приводящих к образованию из материала гаструлы лишнего комплекса осевых органов. Именно на этих объектах получены основные сведения об явлении индукции и его динамике.

Однако даже здесь нормальные отношения еще не вполне изучены (см. Spemann, 1936). Относительно большинства органов есть в лучшем случае косвенные указания на зависимость их возникновения, и выяснить характер этой зависимости — дело будущего. До сих пор неизвестно, всякое ли новообразование на эмбриональных стадиях происходит обязательно под влиянием контакта с обособленной соседней частью организма. Поле исследования здесь очень широко.

Но для обобщений, в которых нуждается теория развития, важно знать и другое. Поскольку в каждом конкретном случае индукции речь идет о взаимодействии двух разграниченных компонентов, нужно определить роль каждого из них. Прежде всего необходимо выяснить, в какой мере качество индуцируемого образования определяется свойствами образовательного материала и насколько оно зависит от специфики индуктора.

В опыте удается вызвать гетеротопное появление той или иной закладки совершенно посторонним трансплантатом. Известна индукция второй медуллярной пластинки у тритона пересаженной почкой конечности (Mangold, 1928) или регенерационной бластемой (Уманский, 1932, 1933), индукция лишней ноги слуховым пузырьком или обонятельным мешком (Балинский, 1925—1936, и др.). Широко практикуемая в последние годы имплантация кусочка убитой ткани в гаструлу позволяет индуцировать любой орган или комплекс органов почти независимо от рода индуктора (см. в особенности Holtfreter, 1934a, 1934b).

Это направление работ заставило обратить более пристальное внимание на потенции реагирующего материала, ибо ясно, что в подобных случаях трансплантат попадает в положение чужеродного тела и, стимулируя новообразование, едва ли определяет, какого именно рода оно будет. Повидимому, искусственно можно индуцировать даже такие органы, которые в норме развиваются по иному принципу. В частности, конечности *Urodela* в естественных условиях возникают, насколько известно (Балинский, 1929, 1936), без каких бы то ни было оформленных индукторов.

Однако возбудитель морфогенетической реакции, даже если его присутствие только разрешает уже подготовленный процесс, все же должен удовлетворять каким-то требованиям. Мертвые кусочки различных тканей индуцируют неодинаково (Holtfreter, 1934). Из употребляемых в эксперименте индукторов конечности, одинаково чуждых для этого органа, обонятельный мешок действует энергичнее, чем зачаток уха (Балинский, 1936). С другой стороны, те

закладки, которые и в норме функционируют как типичные индукторы, будучи пересажены, обнаруживают свойство индуцировать именно дополняющие их структуры, конечно при условии, что вблизи находится благоприятный материал. Так, для дериватов дорзальной губы бластопора характерна способность индуцировать закладку мозга, а для глазного бокала — хрусталик. Более того, в пределах одного нерасчлененного индуктора, каким является крыша первичной кишки, удается выявить некоторые региональные различия в свойствах (Spemann, 1931; Hall, 1931, 1937; Holtfreter, 1936). К этому следует еще добавить, что далеко не все части зародыша способны индуцировать[1].

Уже давно предполагали, что индукторы действуют, выделяя какие-то химические продукты. Положительные результаты при употреблении убитых (нагреванием, замораживанием, высушиванием и т. д.) тканей подкрепили это предположение. Наконец, биохимикам в сотрудничестве с эмбриологами удалось выделить и синтезировать вещества, могущие вызвать в эктодерме гаструлы эффект, сходный с действием пересаженной губы бластопора. Однако полученные результаты еще слишком противоречивы и мало говорят о действующем начале естественных индукторов (Needham, Waddington and Needham, 1934; Waddington, Needham, Nowinski, Needham and Lemberg, 1934; Fischer, Wehmeier, Lehmann, Jühling und Hultzsch, 1935; Waddington, Needham, Nowinski, Lemberg and Cohen, 1936). Довольно вероятно, что детерминированная ткань может одинаково отвечать не только на различные химические раздражители, но и вообще на стимулы разной природы. По крайней мере добавочную медуллярную пластинку можно получить, создавая температурный градиент в материале зародыша на ранних стадиях развития (Gilchrist, 1928; Castelnuovo, 1932), а конечность у личинки тритона в одном случае Балинскому (1927) удалось индуцировать кусочком целлоидина, т. е., повидимому, в результате механического воздействия.

Еще меньше данных есть, чтобы судить о принципе избирательного действия естественных индукторов. Уже понятие «организатор», укоренившееся в литературе, требует расшифровки и само по себе подчеркивает наличие серьезной проблемы. Шпеман (1936), хотя и отказывается от постулата узкой органогенной специфики индукторов, с полным основанием указывает на особенности действия живого организатора, в сравнении с действием искусственных возбудителей. Уадингтон и др. видят в процессе индукции две стороны: момент, обусловливающий наличие, и другой — определяющий характер новообразования. Для первого предложен термин «вызывание» (evocation), а для второго — «индивидуация» (individuation). В опыте появление новообразования всегда

[1] Некоторые эмбриональные ткани индуцируют только после смерти (Bautzmann, Holtfreter, Spemann u. Mangold, 1932; Holtfreter, 1933, и др.).

обусловлено имплантатом, тогда как организация дается взаимодействием имплантата с реципиентом и зависит от региональных особенностей в материале реципиента. Предполагается, что неживой имплантат выступает только в роли эвокатора и не участвует в индивидуации, но этот вопрос оставлен открытым (Needham, Waddington and Needham, 1934). Некоторые авторы считают нужным отличать случаи, когда трансплантат только вызывает деятельность одного из эмбриональных полей зародыша от «настоящей» индукции, при которой индуктор якобы вносит с собою определенную организацию (Weiss, 1935, отчасти Woerdeman, 1936), другие (Vogt, 1934; Драгомиров, 1936) склонны рассматривать всякое стимулированное со стороны новообразование как результат своего рода возбуждения в образовательном материале. Это воззрение примыкает ко взглядам Чайльда. Согласно его теории физиологических градиентов, морфогенный процесс всегда зависит от уровня жизнедеятельности ткани, и влияние индуктора представляет собой только частный случай активации (Child, 1929). Таким образом, по мере углубления наших знаний в этой области, все более отчетливой становится необходимость решить, в какой мере можно отождествлять эффект искусственного возбуждения с образующей активностью естественных индукторов и, наконец, исчерпывающе охарактеризовать роль этих последних в нормальном эмбриогенезе.

От метода искусственных возбудителей мы вправе ожидать очень многого в деле анализа механизма индукции, но уже сейчас ясно, что он сам по себе не в состоянии вскрыть основных биологических закономерностей индукционных процессов.

Нельзя забывать, что принцип контактного взаимодействия частей, поскольку он имеет место в развитии особи, неизбежно должен осуществляться в такой форме, которая обеспечивала бы единство целого, не нарушая исторически выработавшейся организации. В нормальном развитии зародыша мыслимы только «комплементарные» индукции (Mangold, 1932), т. е. такие, которые морфологически и функционально дополняют уже существующие структуры. И более того, следует ожидать, что в процессе филогенетического развития индукционные связи только местами приобрели отчетливую организующую роль, а в других участках эмбриона заторможены или вовсе исключены. Иначе, вместо организованного развития, получался бы хаос различных образований.

Чтобы выявить факторы, обеспечивающие такое положение вещей, незаменимым методом остается трансплантация живых зачатков. Можно подвергать одинаковые части зародыша воздействию различных индукторов и, наоборот, вызывать индукцию в разных местах одинаковыми трансплантатами. Это позволяет демонстрировать тенденции закладочного материала и сравнивать свойства индукторов. Сопоставляя же поведение частей зародыша в различным образом измененной обстановке, можно надеяться расшифровать ус-

ловия, при которых происходит реализация морфогенетических потенций в эмбриогенезе.

Выше речь шла только о возникновении целых органов. Но по мере формирования зачатков пространственные отношения все более усложняются, зачатки соприкасаются друг с другом или с неоформленным материалом, и индукционные влияния могут получать новое выражение, а именно открывается возможность зависимой дифференцировки в тесном смысле слова. Тогда как индукция органа сводится главным образом к детерминации презумптивной закладки, взаимодействие на более поздних стадиях может обусловить пополнение будущего органа новым материалом иного происхождения или же привести к структурному расчленению первичного зачатка.

Примером первого рода может служить зависимое образование капсулы внутреннего уха, как оно рисуется по работам Льюиса (Lewis, 1907), Филатова (1916) и др. Клетки мезенхимы оседают на поверхности перепончатого лабиринта и образуют оболочку, которая становится хрящевой, а затем отчасти окостеневает. Если верно, что пересаженный слуховой пузырек вызывает аналогичную реакцию и в чуждой мезенхиме, то здесь позволительно говорить об индукции [1]. Сходные отношения имеют место также при развитии хрящевой капсулы обонятельного мешка (Burr, 1916; О. И. Шмальгаузен, неопубликованные данные).

Явления второй группы, которые можно назвать дифференцирующими индукциями, состоят в том, что контакт с соседней частью зародыша возбуждает в первичном зачатке один из характерных для данного органа гистогенезов и тем содействует образованию определенного компонента из ближайшей к индуктору части зачатка. Такова индукция волокнистого ядра в хрусталике (Драгомиров, 1927, 1929) и индукция сетчатки в глазном бокале (Драгомиров, 1935, 1936, 1937б). Совершаясь в эктодермальном зачатке, индукционные изменения обнаруживают принципиальное сходство с процессами образования медуллярной пластинки из эктодермы гаструлы или закладки какого-нибудь органа чувств в эктодерме более развитого эмбриона (Драгомиров, 1933б). Как и при всякой индукции, здесь материал, который выглядит относительно индиферентным, в результате воздействия со стороны вступает на путь прогрессивного развития и дает наиболее сложную структуру из всех возможных сообразно своим потенциям. Только свойства отдельного зачатка оказываются более специализированными, и индукция в нем имеет более узкое, подчиненное значение.

---

[1] В сравнительно новой работе Ичикава (Ichikawa, 1935) отрицает способность трансплантированного слухового пузырька индуцировать капсулу, притягивая мезенхиму на чуждом месте, и считает, что капсула в действительности происходит из немногих клеток мезенхимы, по недосмотру оставленных на трансплантате. Но даже если последнее верно, роль слухового пузырька, как субстрата для образующейся капсулы, остается очевидной.

В опытах над отдельными зачатками, как и при индукциях более широкого масштаба, могут осуществляться «индукционные системы» (употребляя выражение Шпемана), неосуществимые в норме, например слуховой пузырек и сетчатка, возникающая под его воздействием. Причиной является искусственное сочетание детерминированного материала с совершенно посторонним источником стимула. Это позволяет прежде всего в наиболее отчетливой форме выявить тенденцию зачатка к той или иной морфогенетической реакции. Затем открывается возможность судить, насколько данная реакция дифференцирована по отношению к разным возбудителям. Наконец, учитывая сведения этого рода, можно уже более четко ставить вопрос о роли ближайшего окружения в нормальном развитии органа и перейти к соответствующим экспериментам. В частности, идя именно этим путем, мне удалось, несмотря на отрывочность собранных пока данных, сделать уже ряд выводов о факторах дифференцировки хрусталика (1929, 1932, 1933в, в печати).

Объектом настоящей работы является способность зачатков глаз реагировать на некоторые контактные воздействия, изменяя специфическим образом свою структуру.

По аналогии с экспериментальной индукцией ядра в хрусталике следовало ожидать, что соприкосновение с тем или иным органом зародыша может побудить пигментный листок глазного бокала к частичному превращению в добавочную сетчатку. Действительно, такая индукция оказалась возможной. Она наблюдалась впервые при пересадке фрагментов глазного зачатка в ушную область головы у тритона (*Triton taeniatus*) и происходила под влиянием слухового пузырька (Драгомиров, 1935). Однако изменение, вызванное в уменьшенных глазных бокалах, которые развивались путем преобразования из кусочков и были рано фиксированы, не имело достаточно определенного характера. Предпринятые затем опыты пересадки целых зачатков у того же тритона и у чесночницы (*Pelobates fuscus*) позволили получить более достоверные результаты, причем были фиксированы трансплантаты с хорошо дифференцированной лишней сетчаткой и ряд начальных стадий ее образования (Драгомиров, 1936). Предстояло ближе выяснить, при каких условиях осуществляется эта реакция. С этой целью и были поставлены серии опытов, описываемые ниже, о результатах которых уже вкратце сообщалось (1937в).

Вопросу о значении такой реакции в нормальном развитии глаз посвящено особое исследование (см. краткое сообщение, 1937в).

I. Материал и метод

Опыты продолжены на зародышах *Triton taeniatus* и *Pelobates fuscus*, т. е. на тех видах из двух разных отрядов амфибий, на которых уже раньше был получен положительный результат.

В одной группе экспериментов зачаток глаза трансплантировался к слуховому пузырьку. При пересадке глаз развивается в чуждом окружении, кроме того, ткань зачатка повреждается в месте отреза (через стебелек) и в дальнейшем происходит заживление. Оба эти момента, может быть, вносят некоторую неустойчивость в развитие трансплантата и облегчают индукцию. В одной серии опытов (*PvoL*) трансплантат приводился в соприкосновение с дном слухового пузырька, где сосредоточен будущий рецепторный эпителий уха, а в другой (*POtL*) помещался латерально от слуховой плакоды, под наружным слоем эпидермиса. Обе серии поставлены только на *Pelobates*, отчасти потому, что у тритона пересадка крупного глаза часто влечет за собою деформацию трансплантата, а отчасти потому, что трансплантация в расщелину между слоями эпидермиса возможна только у чесночницы.

Ко второй группе операций относятся пересадки индукторов к пигментному листку глазного бокала. Опыт в такой постановке позволяет судить, насколько посторонние влияния могут вмешиваться в развитие глаза, находящегося на нормальном месте и неповрежденного. Можно было ожидать, что корреляция частей, свойственная зачатку (Драгомиров, 1933а, 1935), проявится в таких условиях и будет препятствовать образованию лишней сетчатки. Каждый вариант опыта проделан на обоих избранных видах. В сериях *TLt* и *PLt* трансплантировался слуховой пузырек, т. е. зачаток, который в норме достаточно далеко отстоит от глазного. В двух остальных сериях (*Tolft* и *Polft*) испробована активность другого органа, ближайшего к глазу, а именно обонятельного мешка.

Наконец, побочным результатом, представляющим, однако, прямой интерес с точки зрения данной темы, явилось случайное соприкосновение глаза с тканью различных отделов мозга или с одним из нервных ганглиев головы.

Особняком стоит седьмая серия опытов (*T (R) Lt — T. taeniatus*), где слуховой пузырек трансплантировался к зачатку глаза, из которого одновременно была удалена большая часть презумптивной сетчатки. Целью этой операции было нарушить коррелятивные связи в глазном бокале и ослабить влияние первичной сетчатки на общую его организацию.

Более подробные сведения даны при описании отдельных серий.

Все трансплантации гомопластические. Оперирована во всех случаях правая сторона зародыша.

Операции производились в стерильном растворе Рингер-Локка в разведении 1 : 2. Оперированные зародыши развивались в водопроводной воде при колеблющейся комнатной температуре и при умеренном освещении.

II. Описание опытов

1. *Серия PvoL.* Трансплантация глазного пузыря под слуховую плакоду у *Pelobates fuscus*

Все 30 операций проделаны на стадии едва намечающейся хвостовой почки. Глазной пузырь трансплантировался целиком, без мезенхимы и обычно без материала мозговой трубки. Реципиенту наносилось глубокое ранение ниже слуховой плакоды, после чего трансплантат всаживался под эктодерму, отрезом к зачатку лабиринта. Сколько-нибудь значительная деформация или повреждение трансплантата исключены.

Все объекты развивались нормально при температуре 18—20° и фиксированы через 7 или 8 дней после операции.

У девяти личинок трансплантированный глаз выпал, у одной — расстояние между трансплантатом и лабиринтом слишком велико. Остальные двадцать представляют интерес для темы исследования.

Обычно пересаженный глаз не очень уклоняется от нормальной формы и обладает хорошо развитым хрусталиком, который находится в зрачке, обращенном латерально; только индукция лишней сетчатки существенно нарушает строение таких трансплантатов. Но иногда глаз развивается очень уродливо, и ретина его собирается в складки. Это касается прежде всего тех трансплантатов, зрачковая сторона которых расположена вентрально; они обычно выглядят сплющенными в дорзовентральном направлении. Гистологическая дифференцировка трансплантата всегда соответствует его возрасту, так же как и возрасту реципиента. Но гистогенез индуцированной сетчатки, как правило, заметно запаздывает, она часто имеет еще эмбриональный характер, тогда как в основной сетчатке пересаженного глаза уже вполне различимы все ядерные и волокнистые слои и зрительные окончания (фиг. 1 и след.[1]). Впрочем, иногда индуцированная ткань ко времени фиксации успевает отчетливо дифференцироваться (см., например, фиг. 2 и 5), а у личинки *PvoL — 6* она даже отсылает мощный зрительный нерв, волокна которого присоединяются ко встречным волокнам первичного нерва (здесь обе сетчатки обращены друг к другу своими рецепторными поверхностями, фиг. 2). Сосудистая оболочка глазного яблока на фиксированных стадиях развита еще слабо, а склера вовсе отсутствует.

Изредка возле глаза находится трансплантированный вместе с ним кусочек мозга. Образуя значительный комок, он бывает связан с глазом посредством зрительного нерва, кроме того, к нему примыкает наружный эпителий глаза (фиг. 5); если же порция мозговой ткани очень мала, то она включается в пигментный эпителий, отмечая место отреза. В большинстве случаев мозга по соседству нет, и зрительный нерв достигает только поверхности глазного

[1] Фиг. 1—19 приведены на вклейках.

яблока (пигментный листок в этом месте всегда прерывается) или же, выйдя из него, тотчас теряется в мезенхиме.

Соседство глаза по большей части препятствует образованию хряща на нижней стороне лабиринта. Даже если они отстоят один от другого на несколько десятков микронов, дно слуховой капсулы не развивается, и заполняющая промежуток соединительная ткань остается рыхлой, ничуть не напоминая прохондральных стадий. Дно черепа поблизости отсюда остается недоразвитым, парахордальная закладка хряща прекращается, едва достигнув трансплантата. Угнетение хряща наблюдается независимо от того, какая ткань глаза обращена в сторону скелетогенного участка. Впрочем, в отдельных случаях развитие вентральной части слуховой капсулы не исключается, а только гистогенез ее очень запаздывает в сравнении с состоянием на неоперированной стороне головы. У личинки *PvoL — 25* даже этого не заметно, и капсулярный хрящ залегает между пигментным эпителием глаза и лабиринтом вплоть до того места, где оба органа находятся в теснейшем контакте и где возникла добавочная сетчатка. Скорее всего недоразвитие капсулы обусловлено прилеганием трансплантата к слуховому пузырьку в период, когда на поверхности последнего оседает скелетогенная мезенхима. Если контакт прерывается достаточно рано, то может образоваться ослабленная закладка хряща.

В двух случаях (*PvoL — 13* и *22*) между тыльной поверхностью пересаженного глаза и слуховым пузырьком находится толстый слой рыхлой соединительной ткани; индукция лишней сетчатки здесь не осуществилась, хотя в одном из этих случаев (*PvoL — 13*) пигментный листок трансплантата соприкасается с ganglion facialis.

У девяти личинок только очень тонкая прослойка, в основном только один слой сдавленных клеток мезенхимы отделяет трансплантат от эпителиального дна лабиринта. У двух из них глаз сближен с перепончатым участком лабиринта, причем в одном случае (*PvoL — 19*) индукционный эффект очень слаб, сводится к депигментации наружного листка глаза на ничтожном протяжении, а в другом (*PvoL — 8*) возникла настоящая добавочная сетчатка. У семи личинок обращенная к трансплантату часть стенки лабиринта включает рецепторный эпителий. Несмотря на мезенхиматозную прослойку, в четырех случаях (*PvoL — 6*, *15*, *17* и *20*) ближайший к индуктору участок пигментного листка превратился в добавочную сетчатку, а в двух других случаях (*PvoL — 3* и *14*) индукция весьма вероятна, и только запутанное, складчатое строение трансплантатов вызывает некоторое сомнение. Только лишь у одной личинки (*PvoL — 29*) лишней сетчатки нет, но это и понятно, так как на обращенной к лабиринту стороне трансплантата периферический эпителиальный листок вообще отсутствует.

У других восьми личинок (*PvoL — 2*, *4*, *9*, *16*, *18*, *25*, *26* и *30*) тыльная или боковая поверхность пересаженного глаза соприкасается

непосредственно с эпителиальным дном лабиринта, и в результате этого возникла добавочная сетчатка. Только в трех из этих случаев (*PvoL — 4, 9* и *16*) в контакте участвуют слуховые пятна.

Особенно интересен, благодаря исключительному положению трансплантата, случай *PvoL — 28*. Слуховой пузырек оттеснен крупным глазом вентрально и сплющен. Глаз соприкасается с дорзальной стенкой лабиринта, где вовсе не бывает нейроэпителия; большая часть прилегающей стороны глаза представлена нормальным пигментным листком, но вблизи зрачка можно различить образование лишней сетчатки. Таким образом здесь наблюдается индукция, хотя прямое влияние слуховых пятен вовсе исключено.

Контакт с лабиринтом, очевидно, побуждает материал пигментного листка в глазном бокале к превращению в ретинальную ткань. Наиболее слабый эффект сводится к торможению пигментации (а может быть, происходит и депигментация) эпителия. Это, вероятно, бывает при условии, если контакт с индуктором осуществился относительно поздно. Чаще наблюдается, кроме того, значительное утолщение эпителия, который становится многослойным и приобретает характер молодой ретинальной ткани, соответственно растет и формируется. Большинство трансплантатов после 7—8-дневного развития в новой ситуации имеют уже настоящую добавочную сетчатку.

Те случаи, когда индукционное изменение ограничивается местом соприкосновения глаза с лабиринтом, показывают, что индукция может происходить в любом участке пигментного листка, как на тыльной стороне глаза, где прошел отрез при экстирпации зачатка, так и вблизи зрачка (см. фигуры). В этом отношении заслуживает внимания также случай, изображенный на фиг. 5; на месте стебелька глаз соединен с захваченной при нем порцией мозговой ткани, и отчетливо видно, что локализация лишней ретины не зависит от поранения трансплантата.

Однако не всегда индуцированная ткань простирается только на поверхности лабиринта; часто новая сетчатка разрастается далеко за пределы области контакта, сильно нарушая конфигурацию глаза, причем иногда за недостатком места становится складчатой. Нередко можно видеть спайки между основной и вторичной сетчатками (фиг. 3 и 5). В некоторых случаях измененным оказывается не весь участок пигментного листка, прижатый к лабиринту. Повидимому, площадь соприкосновения может увеличиваться по мере увеличения соприкасающихся органов (особенно значительно увеличивается лабиринт), вследствие чего не весь прилегающий материал успевает реагировать на близость индуктора. Бывает, что индуцированная ретина только отчасти прилегает к лабиринту, а остальная поверхность контакта представлена в глазу пигментным эпителием. Это тоже можно объяснить увеличением или относительным сдвигом органов по мере того, как изменяется их форма.

Иногда можно наблюдать картины раздвигания трансплантата

и индуктора, причем новообразованная ретинальная ткань сохраняет впадину — почти точный отпечаток близлежащей части слухового пузырька. Но, с другой стороны, контакт эпителиальных зачатков может перейти в прочное их соединение, которое сохраняется даже на препаратах (фиг. 6), вопреки сокращению объема органов в фиксирующей жидкости и при проводке через спирты.

Трудно решить, что представляет собою часто встречающаяся тонкая прослойка мезенхимы, о которой уже было упомянуто выше: принадлежит ли это образование лабиринту, или пересаженному глазу. Эта прослойка ничуть не напоминает истонченной слуховой капсулы, но, с другой стороны, ее не всегда можно гомологизировать с зачатком сосудистой оболочки глаза или с эндотелием роговицы. Она может находиться как над зрачковым углублением индуцированной сетчатки, так и между пигментным эпителием трансплантата и слуховым пузырьком, иногда даже поверх хориоидального слоя, и постепенно переходит в рыхлую соединительную ткань там, где трансплантат более отстает от лабиринта. Сопоставляя различные случаи, я склонен считать, что индукция происходит только при условии непосредственного соприкосновения эпителиев. Разрозненные клетки мезенхимы, прилипшие к поверхности того или другого из зачатков, едва ли могут препятствовать слипанию их эпителиальных стенок. Протоплазменная связь между последними вполне мыслима даже тогда, если мезенхимные клетки, расположенные в один слой, соединяются своими отростками. Тем более следует ожидать положительного результата в тех случаях, где мезенхима вклинилась лишь впоследствии, уже после того, как имел место прямой контакт эпителиев.

Соседство мускулов и хрящей самое большее представляет некоторое механическое сопротивление формирующемуся трансплантату, но никогда не влияет на его гистогенез. Еще интереснее кажутся случаи соприкосновения глаза с частями нервной системы. При прежних экспериментах мне не приходилось наблюдать, чтобы продолговатый или средний мозг индуцировал сетчатку, когда к нему прилегает глаз. Отрицательный результат дает также контакт с ганглиями V, VII и VIII пар головных нервов. Я высказал даже предположение, что белая субстанция мозга угнетает ретинальную дифференцировку в ближайшем к ней материале (1936, стр. 727 и рис. 5, а также 1933а, рис. 8, 14 и 16). Среди новых объектов тесное соприкосновение пигментного листка трансплантата с ganglion acusticofacialis обнаружено у личинок *PvoL — 13* и *15*. С другой стороны, у личинки *PvoL — 14* часть зрачковой поверхности сетчатки (индуцированной?) прилегает к волокнистой части продолговатого мозга и, кроме того, касается g. acusticum. Но в этом случае трансплантат крайне уродлив, и в его складчатой ретине, несомненно, происходили значительные сдвиги.

В заключение напомню, что у *Triton taeniatus* тоже возможна

индукция сетчатки в пересаженном глазу и при тех же условиях, как и у чесночницы. Правда, у тритона благодаря частым уродствам трансплантатов подавляющее большинство индукций пришлось отнести к разряду вероятных, но найден по крайней мере один вполне надежный и демонстративный случай (1936, стр. 720, 723 и рис. 4). Кроме того, индукция у этого вида неоднократно наблюдалась в регулятивных глазных бокалах, развившихся из маленьких отрезков (Драгомиров, 1935, 1936, рис. 1).

2. *Серия POtL.* Трансплантация глазного зачатка на латеральную поверхность слуховой плакоды (resp. слухового пузырька), под кроющий слой эпидермиса у *Pelobates fuscus*

Двадцать зародышей из этой серии (*POtL 1—20*) оперированы на стадиях уплощенной хвостовой почки, вплоть до стадии, когда зародыш становится способным изгибать тело в ответ на раздражение. Глазные зачатки на этих стадиях представлены двустенными бокалами. Остальные десять зародышей (*POtL 21—30*) в момент операции проходили стадию медуллярной трубки, почка хвоста еще не намечена, глазные пузыри с широким основанием. Донор и реципиент всегда были одинаково развиты.

Отрезанный зачаток глаза всовывался в кармашек под наружный слой эпидермиса таким образом, что сторона отреза была обращена к тому участку внутреннего слоя эпидермиса, из которого развивается слуховой пузырек.

Фиксация старших зародышей производилась через 5, а младших через 7 дней. Некоторые объекты фиксированы тотчас после операции. Температура воды, в которой жили реципиенты, 18—19°.

Если пересадка происходит на стадии, когда впячивание слуховой плакоды только начинается, то трансплантат непосредственно прилегает к ее краям и обращен отрезом к будущей внутренней поверхности слухового пузырька. При операции на несколько более поздней стадии глаз оказывается по соседству с готовым отшнуроваться слуховым пузырьком. Наконец, если этот последний уже отделился от материнского эпителия, то между ним и пересаженным глазным зачатком сразу находится внутренний слой эпидермиса, а иногда уже и мезенхима (фиг. 7 и 8). Таким образом при поздней пересадке трансплантат может притти в соприкосновение с индуктором лишь спустя некоторое время; для этого он должен продвинуться сквозь пласт эпителия и оттеснить мезенхиму. Очень может быть, что и у более молодых зародышей, по обособлении слуховой плакоды, внутренний слой эпидермиса смыкается, отделяя ее от трансплантата. Действительно, последний иногда остается в коже несколько дней, вплоть до фиксации (фиг. 9). Повидимому, длительный контакт с индуктором устанавливается, как правило,

лишь вторично или даже вовсе не состоится. Этим отчасти можно объяснить чрезвычайную редкость индукций в этой серии.

Только в одном случае (*POtL — 25*) образовалась настоящая добавочная сетчатка. Замечательно, что она прилегает к перепончатой дорзальной стенке молодого лабиринта, где рецепторных пятен вообще не бывает (фиг. 10), и, очевидно, возникла без воздействия нейроэпителия. Пигментный листок в этом глазу развит неполно и значительная часть первичной сетчатки обнажена.

На другом трансплантате (*POtL — 3*) наблюдается слабый индукционный эффект: пигментный листок несколько утолщен и менее пигментирован в том месте, где он почти соприкасается с лабиринтом и только одним рядом сдавленных клеток прохондральной ткани отделен от слабо еще дифференцированной crista externa зачаточного бокового полукружного канала.

Еще у десяти личинок пересаженный глаз и лабиринт реципиента настолько сближены, что между ними помещается лишь ничтожный слой ткани.

У пяти из них (*POtL — 1, 14, 17, 18* и *22*) не приходится ожидать индукции потому, что к лабиринту обращена открытая рецепторная поверхность сетчатки, а пигментный эпителий здесь отсутствует и вообще дефектен. Последнее так или иначе зависит от своеобразного способа пересадки в этой серии[1]. Иногда на поверхности ретины можно видеть глыбки пигмента — следы дегенерировавшего покрова. В двух из только что перечисленных случаев (*POtL — 14* и *22*) и еще в одном, где пигментный листок полон (*POtL — 2*), ретинальная ткань трансплантата тоже обнаруживает явственные признаки дегенерации; особенно бросается в глаза разреженность клеточных ядер, отчего ткань местами выглядит как бы чем-то изъеденной. Нарушения этого рода наиболее значительны в толще pars optica, главным образом в периферической зоне внутреннего зернистого слоя, но не ограничены этой областью. Характерную для этих глаз аномалию представляют также густые скопления эритроцитов в полости стекловидного тела.

В четырех случаях (*POtL — 2, 20, 27* и *29*) пигментный эпителий хорошо развитого глаза сближен почти до прямого соприкосновения (у объекта *POtL — 20* на протяжении нескольких клеток даже соприкасается, фиг. 11) с перепончатой латеральной или дорзолатеральной стенкой слухового пузырька; индукции нет. В случае *POtL — 29* трансплантат занимает то же место, как и в упомянутом выше случае индукции (*POtL — 25*), и эпителий его вентральной стороны тоже распластан на поверхности лабиринта; однако здесь имеется прослойка из одного ряда соединительнотканных клеток, и этого, повидимому, достаточно, чтобы пигментный листок сохра-

[1] Недоразвитие пигментного листка на глазах, находящихся в выступах кожи, бывает и при опытах иного рода (Драгомиров, 1937а, стр. 33). В данной серии такой дефект чаще наблюдается у трансплантатов, взятых на поздних стадиях.

нил свой нормальный гистологический характер (кроме того, трансплантат *POtL — 29* развит в общем гораздо правильнее, чем *POtL — 25*, в котором наблюдается индукция).

У пересаженного глаза *POtL — 26* пигментный листок как бы оттянут от ретины к одному пункту в латеральной стенке лабиринта, возле чувствующего пятна (молодой crista externa), но только на ничтожном протяжении очень близок к ушному эпителию (притом к однослойному плоскому) и остался неизмененным.

Три реципиента (*POtL — 15, 19* и *24*) фиксированы через несколько минут после операции, чтобы можно было на срезах лучше разобраться в исходных соотношениях трансплантатов (фиг. 7 и 8).

Остальные 15 объектов не стоит рассматривать ближе потому, что у них либо трансплантат лежит слишком далеко от слухового пузырька, либо в промежутке находится толстый слой соединительной ткани (фиг. 9 и 12) или капсула внутреннего уха.

У довольно правильного глаза, изображенного на фиг. 12, пигментный листок глубоко вдавлен концом длинного отростка кожи реципиента; в том месте, где он нажимает на сетчатку, на ней недоразвиты зрительные окончания, но сам пигментный листок не изменил характера своей дифференцировки. Этот случай показывает, что индукционное влияние едва ли можно свести к механическому давлению со стороны упругого эпителия, каким является стенка слухового пузырька.

Единственная в этой серии, но зато вполне отчетливая индукция лишней сетчатки (*POtL — 25*, фиг. 10) доказывает возможность превращения пигментного листка в ретинальную ткань под влиянием непосредственного контакта даже с тонким дорзальным эпителием лабиринта. О том же говорит случай *PvoL — 28* из предыдущей серии опытов. Поэтому отсутствие индукционого эффекта в других четырех случаях, где пересаженный глаз хорошо развился и сближен с лабиринтом, скорее всего следует объяснить тем, что здесь непосредственный контакт с индуктором вовсе не состоялся.

Как мы видели в предыдущей серии (*PvoL*), индукция происходит в обоих случаях, где имеется сходная ситуация (значительная близость трансплантата к тонкому эпителию лабиринта). Правда, рецепторный эпителий уха индуцирует энергичнее, чем плоский, но тем не менее прямой контакт с последним тоже никогда не остается без реакции со стороны трансплантата (шесть случаев в серии *PvoL*). Естественно допустить, что в рассматриваемой сейчас серии достаточно тесный и длительный контакт трансплантата со слуховым пузырьком осуществлялся исключительно редко. Вероятно, пересаженный глаз вскоре отделялся от слухового пузырька внутренним слоем эпидермиса и если попадал под кожу, что, как мы видели, бывает далеко не всегда, то слишком поздно, когда обильная мезенхима уже затрудняет его сближение с индуктором.

Так или иначе различия между сериями в их результатах нельзя

свести к возрастным различиям,— отрицательный результат в серии *POtL* наблюдается не только при операциях на стадии законченных глазных бокалов, но и на стадии первичных глазных пузырей.

3. *Серия PLt.* Пересадка слухового пузырька к дорзолатеральной поверхности зачатка глаза у *Pelobates fuscus*

Операция на стадии хвостовой почки; у реципиента глазные зачатки всегда в виде первичных пузырей, а донор из той же кладки икры, но иногда бывает более развитым. Слуховой пузырек трансплантировался вместе с немногими прилипшими к нему клетками мезенхимы; если он был еще связан с чувствующим слоем эпидермиса, то захватывалась и ближайшая часть последнего. Ориентация трансплантата разнообразна. Глазной пузырь реципиента оставался вовсе неповрежденным.

Все 20 объектов развивались далее при 19—20° и фиксированы через 10 дней.

Слуховой пузырек в большинстве случаев хотя и не совсем правильно развивается на новом месте, но подразделяется на характерные для лабиринта отделы и ко времени фиксации иногда бывает уже отчасти заключен в соединительнотканную или даже хрящевую капсулу; слуховые пятна тоже дифференцируются, хотя их развитие обычно немного ослаблено.

У одного из фиксированных объектов трансплантат отсутствует, а у шести хотя и находится возле глаза, но не соприкасается с ним и не влияет на его гистогенез. Впрочем, в трех из этих случаев (*PLt — 1*, *16* и *17*) пигментный листок выглядит так, как будто он оттянут от сетчатки лабиринтом и, не меняя своей толщины и структуры, образует, вместе с тонкой зачаточной chorioidea, обширный полый выступ в сторону лабиринта. У правого глаза *PLt — 16* на вершине такого выступа есть даже легкое вдавление, кривизна которого соответствует кривизне ближайшего участка хрящевой капсулы уха (между ними только немного рыхлой соединительной ткани). Можно думать, что в этих случаях (как и в приводимых ниже) эпителий глазного бокала был связан с трансплантатом и лишь впоследствии они раздвинулись. Необходимо учитывать, конечно, что при фиксации и дальнейшей обработке сетчатка, уплотняясь, обычно сокращается в объеме и отстает от пигментного листка; последний несколько спадается, поэтому выступы его могут становиться рельефнее, чем были при жизни. Так или иначе наличие выступа всегда зависит от близости трансплантированного слухового пузырька.

У четырех личинок (*PLt — 6*, *7*, *10* и *20*) лабиринт соприкасается своей капсулой с поверхностью глаза в том или ином участке, но, самое большее, только оттягивает к себе покров сетчатки (фиг. 13).

У остальных девяти личинок эпителиальная стенка трансплантата

пребывает в непосредственном контакте с глазом, не вызывая индукционных изменений.

У *PLt — 13* и *18* ductus endolymphaticus и соседний участок перепончатой стенки лабиринта плотно прижимает тончайшую закладку сосудистой оболочки глаза к пигментному эпителию, а местами даже прямо лежит на последнем, оттесняя хориоидальную ткань.

У *PLt — 19* крупный, раздутый трансплантат касается глаза тем местом своей стенки, где слуховое пятно граничит с плоским эпителием; пигментный листок покрыт здесь едва заметным, плотно прилегающим слоем плоских клеток, дающих начало сосудистой оболочке, и, как обычно, притянут к трансплантату; сетчатка же, напротив, немного вдавлена. У *PLt — 15* повторяются такие же отношения, с той лишь разницей, что ближайший к глазу участок лабиринта представлен исключительно плоским эпителием, причем последний покрыт слабым слоем соединительной ткани (хрящевая капсула здесь прерывается) и только несколькими своими клетками прямо прилегает к chorioidea.

Наконец, в пяти случаях плоский эпителий лабиринта на значительном протяжении и непосредственно прилегает к глазу, то к его дорзокаудальной (*PLt — 3*), то к его медиальной (*PLt — 8*) или дорзальной (*PLt — 9*), то к медиокаудальной (*PLt — 11* и *12*, фиг. 14) стороне. На фиксированных стадиях уже отчетливо видна закладка сосудистой оболочки, причем, несмотря на давление тонкой стенки слухового пузырька, она не прерывается и на обращенной к нему поверхности глаза, а только выглядит здесь как бы сплюснутой и иногда бывает исчезающе тонкой. Отступание пигментного листка от сетчатки наблюдается во всех без исключения случаях; иногда можно подметить очень слабое недоразвитие и вдавление ретины в том участке, где расстояние между зрительными окончаниями и пигментным слоем увеличено.

За исключением упомянутых выше уклонений, глаз реципиента на оперированной стороне головы всегда развивается вполне нормально. Только в одном случае (*PLt — 9*) на дорзальном краю pars caeca retinae имеется наплыв ретинальной ткани и образовался даже самостоятельный крошечный зрачок, открывающийся наружу выше первичного зрачка. Невозможно судить, возникло ли это уродство спонтанно, или же вызвано незамеченным при операции проколом глазного пузыря и насколько его развитие обусловлено отставанием пигментного листка от сетчатки в этом месте.

Относительно хорошее развитие сосудистой оболочки в этой серии операций объясняется лучше всего наличием местной мезенхимы, которая и в норме идет на построение оболочек; в самом деле, при опытах трансплантации глазного зачатка (*PvoL* и *POtL*) chorioidea обычно бывает развита неравномерно, а иногда имеется лишь местами или вообще едва намечена; там трансплантат переносился почти или совсем без мезенхимы.

Приведенные выше факты позволяют охарактеризовать результат этой серии как отрицательный. При трансплантации слухового пузырька к глазу, сохраняющему в остальном нормальную ситуацию, индукция никогда не происходит, даже при таком сближении обоих органов, какое в условиях реципрокной пересадки обычно сопряжено с возникновением лишней ретины. Едва ли следует искать причину этого различия в ослаблении пересаженного индуктора; лабиринт формируется и дифференцируется на новом месте так хорошо, что эту мысль приходится отвергнуть. Правда, к глазу по большей части бывает обращен только плоский эпителий лабиринта; но ведь при пересадке глазного зачатка в таких случаях индукция оказывается возможной.

Среди причин, которым можно приписать устойчивость структуры нетронутого глаза, наиболее вероятными представляются две. Прежде всего окружающая глаз мезенхима не удалялась. Оставаясь на поверхности глазного бокала, она могла бы изолировать его эпителий от действия индуктора. (Хотя трансплантируемый слуховой пузырек не очищался от мезенхимы, прослойка из ткани, принадлежащей внутреннему уху, достаточно часто отсутствует, поэтому этот момент можно оставить без внимания.) Это объяснение становится, однако, менее убедительным, если припомнить, что при реципрокной пересадке роль изолирующего слоя с успехом могла бы выполнить мезенхима в окружении слухового пузырька, которая при операции тоже не была удаляема; но тем не менее там контакт эпителиальных зачатков все же очень часто осуществлялся и приводил к индукции.

Ввиду этого мне представляется более надежным иное объяснение. Оставаясь на месте, глазной зачаток не испытывает ранения и развивается в оптимальной среде. Он сохраняет нормальную связь с мозгом, остается в контакте с покровной эктодермой и почти не деформируется. Корреляция в дифференцировке его частей, которая проявляется при регулятивном развитии пересаженных кусочков зачатка (Драгомиров, 1933а, 1935), вероятно, оказывается в этих условиях особенно сильной, настолько, чтобы затормозить гетероморфоз под влиянием не очень энергичного индуктора, каким является плоский эпителий лабиринта. Факт оттягивания наружного листка глаза трансплантатом косвенно подкрепляет такую интерпретацию. Оттягивание происходит, скорее всего, в процессе раздвигания тесно связанных эпителиальных зачатков, причем отодвигающийся по мере развития мезенхимы лабиринт увлекает глазной эпителий до известных пределов, пока связь между ними не прервется; лишь тогда хориоидальная ткань получает возможность распространиться на поверхность прежнего контакта, вклиниваясь между органами или образуясь на месте из немногих клеток, ранее сдавленных между ними. Окончательное расхождение наступает, повидимому, довольно поздно, иначе конфигурация глаза успевала бы выправиться.

Таким образом в условиях рассмотренного сейчас эксперимента

реактивность глазного зачатка оказывается пониженной, хотя можно ожидать, что достаточно длительный и тесный контакт со слуховым пятном мог бы дать положительный результат.

Описываемые ниже серии операций на зародышах тритона позволяют прочнее обосновать сделанные здесь выводы.

4. *Серия TLt.* Пересадка слухового пузырька к каудальной стенке зачатка глаза у *Triton taeniatus*

Доноры на стадиях 26—32-й по Гаррисону-Сато (Sato, 1933). Реципиент почти всегда моложе донора (стадии 21—30-я). Оперированные зародыши развивались при 20—23°. Из двадцати один погиб, а остальные фиксированы по большей части через 7—8 дней, на стадиях от 39-й до 44-й[1]. Чтобы облегчить более полную оценку результатов, в следующих двух табличках приведены стадии для каждого случая (табл. 1 и 2).

Таблица 1

Стадии операции (реципиенты)		№№ объектов
I. Стадии первичных глазных пузырей	21	*TLt — 12, 18 19*
	22	*TLt — 1, 2, 3, 11, 20*
	23	*TLt — 4, 8, 9*
	24	*TLt — 10*
II. Утолщение дистальной стенки в глазных пузырях	25	*TLt — 7*
	26	*TLt — 5, 6*
III. Стадии глазных бокалов	27	*TLt — 13*
	28	*TLt — 14, 15*
	30	*TLt — 16, 17*

Таблица 2

Сроки и стадии фиксации

Дни	Стадии				
	39	40	42	43	44
5	*TLt — 13*	*TLt — 11*	*TLt — 8, 9, 10, 14, 15, 20*	*TLt — 16, 17*	*TLt — 5*
7	*TLt — 18*		*TLt — 2, 3, 4*	*TLt — 1, 6, 7*	*TLt — 12*
8					
9					

Трансплантат всегда развивался хорошо и в нем дифференцировался рецепторный эпителий.

Пять фиксированных случаев выпадают из обсуждения. В одном из них препарат испорчен, в другом нет трансплантата, а в трех он находится очень далеко от глаза.

[1] Старшие стадии обозначены тоже по номенклатуре Гаррисона; определялись они при помощи рисунков, данных в работе Глюкзон (Glücksohn, 1931).

В остальных случаях пересаженный слуховой пузырек соприкасается с пигментным листком правого глаза непосредственно или (у *TLt — 4* и *17*) между ними залегает только один слой плоских клеток мезенхимы. Сосудистая оболочка глаз на фиксированных стадиях еще очень слабо развита и в месте контакта с трансплантатом отсутствует.

У семи личинок (*TLt — 4, 9, 11, 15, 16, 17* и *20*) лабиринт прижат к глазу как своею тонкою стенкой, так и нейроэпителием. Это влечет за собою определенное изменение в наружном листке глазного бокала.

У *TLt — 4* дорзальный участок наружного листка, прижатый к лабиринту, значительно утолщен и лишен пигмента; он красится совсем как недифференцированная ретинальная ткань. Сетчатка против этого места заметно недоразвита, тоньше, чем в вентральной половине глаза, и дальше отстоит от наружного листка.

TLt — 9. Трансплантат, хотя происходит от старшего зародыша, выглядит моложе, чем слуховой пузырек реципиента. Его толстая стенка — будущий нейроэпителий — плотно прижата к наружному листку глаза и индуцировала здесь молодую добавочную сетчатку, которая как бы дополняет основную ретину, недоразвитую как раз в этом месте и образующую здесь вдавление в виде оттиска индуцированной части (фиг. 15 и 16). Замечательно, что область угнетенной дифференцировки в первичной ретине точно соответствует величине и положению вторичной. Казалось бы несомненным, что местное недоразвитие ретинальной закладки является просто результатом стесняющего присутствия новообразованной ткани, если бы не примеры такого же недоразвития против индуктора в других случаях, когда индукция не осуществилась.

TLt — 11. Индукционный эффект очень слаб, сводится к резкому ослаблению пигментации на небольшом участке пигментного листка, в месте контакта с лабиринтом.

TLt — 15. Стенка лабиринта несколько вдавлена в каудальную половину глаза, с медиальной стороны; ретина здесь не дифференцирована на слои и без рецепторных окончаний, а прижатый к ней вплотную покровный листок сохраняет пигмент только на внутренней поверхности (в том участке, где он соприкасается с тонкой стенкой лабиринта), а отчасти даже вовсе не пигментирован и значительно утолщен (там, где к нему прилегает слуховое пятно).

TLt — 17. Картина весьма сходная с только что разобранным случаем (*TLt — 15*), только, соответственно менее тесному контакту с индуктором (есть тонкая прослойка соединительной ткани), здесь нарушение в структуре глаза слабее, в частности возле перепончатого участка лабиринта пигментный листок сохраняет нормальную пигментацию.

TLt — 16. Сильное утолщение пигментного листка на небольшом участке, явно под влиянием контакта с пересаженным слуховым

пузырьком. В большей части утолщения пигмент вовсе отсутствует, а местами сохранился только на внутренней стороне эпителия, противоположной индуктору. Дорзально индукционные изменения, хотя и более слабые, распространяются немного за пределы соприкосновения органов, зато в вентральной части контактной площади имеется неизмененный пигментный эпителий. Картина такова, как будто площадь контакта передвигается или увеличивается, наступая на свободную поверхность пигментного листка. Скорее следует допустить увеличение в связи с разбуханием слухового пузырька. Первичная сетчатка против места индукции недоразвита и, несмотря на значительное расстояние от утолщения в наружном листке, вдавлена.

TLt — 20. Трансплантированный слуховой пузырек выглядит слишком молодым, вопреки тому, что можно было ожидать, учитывая значительную разницу в возрасте донора (стадия 32-я) и реципиента (стадия 22-я). Все же он настолько развит, что тонкая часть стенки хорошо разнится от нейроэпителиального района. В месте прямого прилегания трансплантата наружный эпителий глаза утолщен и подобен молодой сетчатке, но он сохраняет свою темную пигментацию и вообще нормальный вид там, где тонкая стенка слухового пузырька отделена от него одним рядом сдавленных клеток мезенхимы.

В остальных семи случаях лабиринт соприкасается с периферическим листком tunica nervosa глаза исключительно своим тонким эпителием.

TLt—10. В большей части контактной поверхности пигментный листок остается неизмененным, но в одном месте, на границе с зачаточным слуховым пятном, утолщен и депигментирован.

TLt — 13. Изменение на каудальной стороне глаза наблюдается на всем пространстве прилегания трансплантата, однако по своему характеру крайне незначительно и не идет далее депигментации эпителия.

TLt — 18. То же самое, только ослабление пигментации тут менее обширно, соответственно площади контакта, и притом произошло на дорзальной стороне глаза.

В обоих последних случаях (*TLt 13* и *18*) трансплантат, прижимая пигментный листок к сетчатке, заметно ее вдавливает. Поскольку оба зародыша были фиксированы раньше остальных, наблюдаемые на них картины до известной степени выясняют также первоначальные отношения в других случаях. Повидимому, слуховой пузырек, все увеличивающий свой объем, не находя достаточно простора среди органов реципиента, давит на (очень объемистый у тритона) глазной бокал, вдавливает не только периферический листок, но и молодую сетчатку, и этим угнетает ее развитие на некотором участке. Менее интенсивную пигментацию прижатого трансплантатом внешнего листка остается рассматривать как первый признак индукции, за которым следует утолщение и преобразование в рети-

нальную ткань. Чаще трансплантат давит не так сильно; тогда индуцированное им утолщение эпителия и переход последнего из однослойного в многослойное состояние совершается одновременно с депигментацией[1]. Вскоре у личинки быстро начинает расширяться голова, и прижатые друг к другу органы получают возможность раздвинуться. При этом эпителий глаза, связанный с лабиринтом, повидимому, оттягивается от сетчатки, и между ними появляется пространство, тем более значительное, что сетчатка здесь некоторое время остается недоразвитой. Таким образом молодая индуцированная сетчатка находит в глазном бокале достаточно простора для первых фаз своего развития.

Оттягивание пигментного листка трансплантатом еще лучше выражено у головастиков чесночницы (см. выше серию *PLt*); местное недоразвитие сетчатки там тоже наблюдается и, конечно, имеет те же причины.

У четырех личинок тритона (*TLt—3, 6, 7* и *8*), несмотря на тесное соседство трансплантата с каудальной стенкой глаза и на прямой контакт (на небольшом, правда, протяжении) между тонкой стенкой лабиринта и пигментным эпителием, последний не изменился. Все-таки сетчатка против места контакта слегка вдавлена и развитие ее здесь несколько заторможено. Во всех этих случаях пересаженный лабиринт развит не хуже, чем в случаях явной индукции.

Судя по этим данным, для индукции ретинальной ткани достаточно контакта с плоским эпителием лабиринта, но его рецепторные участки действуют энергичнее. Последнее заметно и при сравнении разных случаев и на одном и том же объекте, если контактный участок в лабиринте неоднороден. Впрочем, дело несколько осложняется изменениями, происходящими в слуховом пузырьке по мере растяжения и дифференцировки его стенки, а также сдвигами соприкасающихся участков. Поэтому фиксированная картина не всегда отражает прежние соотношения и судить о них приходится, сопоставляя ряд случаев.

Индукционные изменения совершаются довольно медленно. По крайней мере у тритонов, фиксированных на стадиях 39-й (*TLt—13* и *18*) и 40-й (*TLt—11*), через 5—7 дней после операции, эти изменения очень слабы, и даже на 42—44-й стадиях новая сетчатка остается недифференцированной и этим резко отличается от первичной.

В общем у тритона, в противоположность тому, что мы видели в таком же опыте на чесночнице, положительный результат является скорее правилом, чем исключением.

На первый взгляд кажется естественным объяснить это различие неодинаково тесным соседством трансплантата с глазным бокалом.

[1] На стадии глазного бокала будущий пигментный листок пигментирован слабо, не сильнее, чем сетчатка. В случае индукции дальнейшее отложение пигментирующего вещества прекращается, а наличный пигмент исчезает.

У фиксированных личинок тритона они соприкасаются своими эпителиальными стенками, а у чесночницы почти всегда бывают разделены хотя бы очень тонкой прослойкой мезенхиматозного происхождения. Однако необходимо помнить, что зародыши *Urodela* развиваются гораздо медленнее, чем *Anura*, и нам приходилось сравнивать неодинаково дифференцированные состояния. Картины, фиксированные у тритона, по всей вероятности, соответствуют более ранним, уже изменившимся к моменту фиксации, соотношениям у чесночницы. Хотя у тритона зачатки органов относительно крупнее и лишний слуховой пузырек находит меньше простора, чем у головастика, и хотя не исключено, что у *Pelobates* мезенхима, заполняющая промежутки между органами, энергичнее их раздвигает (сравни также результаты пересадки обонятельного мешка, стр. 35),— все-таки остается вне сомнения, что у обоих подопытных видов трансплантат вначале довольно сильно давит на глаз реципиента. Последствия давления и связи между зачатками можно видеть и у фиксированных головастиков чесночницы, хотя контакт здесь уже рано оказывается прерванным. Вероятно, со временем у личинок тритона расхождение зачатков тоже должно было бы привести к разделению их тонким пластом мезенхимы, а затем рыхлой соединительной тканью или слуховой капсулой, которая у тритона тоже развивается поздно.

Тщательно сравнив отношения у обоих подопытных видов на последовательных стадиях, можно, разумеется, получить вполне объективное решение вопроса. Однако для этого понадобилось бы весьма значительное число опытов, между тем вопрос имеет второстепенное значение. Пока наиболее вероятной причиной обсуждаемых различий мне представляется относительно большая реактивность глаза у зародышей тритона.

В помещенных ниже табличках (табл. 5 и 6) сведены результаты, позволяющие, во-первых, до известной степени оценить значение непосредственного контакта глаза с индуктором и, во-вторых, судить об участии нейроэпителиальных пятен лабиринта в индукции.

5. *Серия T(R)Lt.* Пересадка слухового пузырька к каудальной стенке глаза и частичная экстирпация презумптивной сетчатки у *Triton taeniatus*

Опыт поставлен с целью нарушить организацию глазного зачатка и, не повреждая участка, на который будет действовать индуктор, ослабить корреляцию между листками глазного бокала. Для этого после пересадки слухового пузырька от глаза реципиента отрезалась центральная часть дистальной стенки вместе с покрывающей ее эктодермой. Таким образом наносился значительный дефект в центре презумптивной сетчатки, которая по всему является физиологически доминантной областью в зачатке глаза (Драгомиров,

1933b, 1935), а также удалялся материал хрусталика и роговицы.

Проделаны 20 операций; 18 объектов фиксированы в разные сроки от 5 до 8 дней, на стадиях 39—43-й. Температура воды, в которой содержались реципиенты, колебалась в пределах 21—24°. Стадии реципиентов указаны в табл. 3 и 4; трансплантат в большинстве случаев происходил от старшего зародыша.

Таблица 3

Стадии операций (реципиенты)		№№ объектов
I. Стадии первичных глазных пузырей	21	*T(R)Lt — 7, 17, 18*
	22	*T(R)Lt — 3*
	24	*T(R)Lt — 4*
II. Утолщение дистальной стенки в глазных пузырях	25	*T(R)Lt — 1, 5, 10, 14, 16*
	26	*T(R)Lt — 12, 13, 15*
III. Стадии глазных бокалов	27	*T(R)Lt — 11*
	29	*T(R)Lt — 2, 6, 8, 9, 19*
	32	*T(R)Lt — 20*

Таблица 4

Сроки и стадии фиксации

Дни	Стадии				
	39	40	41	42	43
5	*T(R)Lt — 17*	*T(R)Lt — 19*	*T(R)Lt — 20*		
6		*T(R)Lt — 10*	*T(R)Lt — 12, 15*	*T(R)Lt — 11*	
7			*T(R)Lt — 7*	*T(R)Lt — 3, 4, 5, 14*	*T(R)Lt — 6, 8, 9*
8					*T(R)Lt — 1, 2, 13*

Оперированный глаз ко времени фиксации почти всегда имеет нормальное строение, но не достигает величины нетронутого левого глаза; кроме того, гистогенез его сетчатки запаздывает, однако не так значительно, как этого можно было бы ожидать. Хрусталик всегда развивается, только соответственно уменьшен и выглядит моложе, чем контрольный. Темп дифференцировки пигментного эпителия как будто тоже замедлен. Впрочем, трудно судить, в какой мере его гистологический характер соответствует возрасту сетчатки, потому что у фиксированных объектов этот листок уж очень тонок, густо пигментирован, и единственным признаком возрастных изменений остается степень развития протоплазматических отростков на внутренней его поверхности. Эти отростки в оперированном глазу в общем тем слабее, чем менее развиты зрительные окончания ретины. По размерам пигментный листок вполне соответствует величине уменьшенной сетчатки.

Таким образом попытка ослабить влияние сетчатки на пигментный листок и тем облегчить его реакцию на постороннее воздействие не удалась вследствие очень быстрой регуляции зачатка. Все же результат этой серии отличается от описанного выше, при опытах с нетронутым глазом (*TLt*), но различие оказалось обратным ожидаемому: вместо усиления индукционного эффекта здесь наблюдается его ослабление. Это понятно, если принять во внимание, что вместо выключения презумптивной сетчатки операция ускорила ее развитие и сделала более интенсивными процессы, протекающие в этой области. Повидимому, именно процесс восстановления первичной сетчатки затормозил развитие вторичной. Это тем более правдоподобно, что, судя по предыдущей серии (*TLt*), индукционные изменения наступают не сразу после операции и, следовательно, дефект в доминантной области успевает более или менее восполниться.

Трансплантат сохранился и довольно хорошо развит в семнадцати случаях.

В пяти из них индукции нет вовсе, хотя слуховой пузырек непосредственно прилегает к пигментному листку глаза своим рецепторным (*T(R)Lt—17*) или плоским (*T(R)Lt—1* и *2*) эпителием или обоими вместе (*T(R)Lt—9*), или, наконец, ductus endolymphaticus совместно с ближайшей перепончатой стенкой (*T(R)Lt—13*). Влияние трансплантата сказывается преимущественно на сетчатке; она более или менее недоразвита против места контакта, подобно тому как это описано в предыдущих сериях. В противолежащем районе пигментного листка можно видеть отсутствие в этом месте протоплазматических выростов, иногда же они есть, но редки и коротки. То и другое, вероятно, обусловлено соответственно недоразвитием или отсутствием зрительных окончаний, с которыми эти отростки чередуются в нормальных условиях, а может быть, и слишком большим расстоянием пигментного листка от рецепторной поверхности сетчатки (фиг. 17).

Из тех случаев, когда эпителиальные стенки лабиринта и глаза разделены только сжатой между ними тонкой мезенхиматозной прослойкой, в одном (*T(R)Lt—19*) индукции тоже нет (к глазу прижат тонкий эпителий уха), а в двух других (*T(R)Lt—6* и *20*, прижат отчасти плоский, а отчасти рецепторный эпителий) индукционные изменения крайне слабы. У *T(R)Lt—6* они сводятся к едва заметной депигментации в соответствующем участке наружного листка tunica nervosa, а у *T(R)Lt—20* к этому прибавляется еще ничтожное утолщение.

В девяти случаях пересаженный лабиринт непосредственно примыкает к пигментному эпителию глаза, и имеет место индукция, но всегда очень слабая.

У личинок *T(R)Lt—4*, *7*, *11* и *15* индуцирующая ткань представлена плоским эпителием, а изменения в месте контакта не идут далее

мало заметного утолщения в глазном эпителии или ослабленной пигментации клеток в этом утолщении. В трех из этих случаев (*T(R)Lt—4, 11* и *15*) присутствие трансплантата, видимо, стесняет правый глаз, и он в каудальной части выглядит приплюснутым; при этом индукционные изменения в наружном листке оказываются расплывчатыми.

У личинки *T(R)Lt—8* к каудальной стороне несколько уродливого глаза, недалеко от зрачка, прилегает нейроэпителиальная часть трансплантата; наружный листок глаза в этом месте лишен пигмента, утолщается к зрачковому краю, уподобляется молодой ретинальной ткани и, загибаясь внутрь глаза, постепенно переходит в pars caeca retinae, которая образует здесь массивную складку.

В остальных четырех случаях (*T(R)Lt—3, 5, 10* и *12*) лабиринт соприкасается с глазом как своим тонким, так и рецепторным эпителием и тоже вызывает изменение в пигментном листке. *У T(R)Lt—5* индукция произошла опять близ каудального края зрачка, и возникшая ткань, вполне сходная с недифференцированной сетчаткой, сливается с pars caeca rétinae. В случаях *T(R)Lt—3* и *10* дело ограничивается просветлением и небольшим утолщением в соответствующем участке пигментного листка, а у *T(R)Lt—12*

Таблица 5

Частота индукций сетчатки слухозым пузырьком в различных опытах

Серии опытов	Индуктор в непосредственном контакте с наружным листком tunica nervosa глаза			Между наружным эпителием tunica nervosa и индуктором тонкая прослойка соединительной ткани		
	Всего случаев	Индукция	% индукции	Всего случаев	Индукция	% индукции
Pelobates fuscus						
Серия PvoL — трансплантация глазного пузыря в мезенхиму, к дну слухового пузырька	9	9	100	8	8	100
Серия POtL — трансплантация зачатка глаза между слоями эпидермиса, латерально от слухового пузырька	1	1	100	6	1	17
Серия PLt — трансплантация слухового пузырька к зачатку глаза	2	—	0	7[1]	—	0
Triton taeniatus						
Серия TLt — трансплантация слухового пузырька к зачатку глаза	12	8	67	2	2	100
Серия T(R)Lt — трансплантация слухового пузырька к зачатку глаза и частичная экстирпация презумптивной сетчатки	14	9	64	3	2	67

[1] В этих семи случаях из серии *PLt* неопределенную соединительнотканную прослойку замещает зачаточная сосудистая оболочка глаза.

даже нет утолщения, быть может, потому, что слуховой пузырек вдавлен в глаз и прижимает пигментный листок к сетчатке.

В рассмотренных случаях индукция чаще всего имеет место на каудальной поверхности глаза, но иногда наблюдается и на медиальной или медиодорзальной стороне. Характер индукции едва ли зависит от ее локализации, за исключением тех двух случаев, когда индуктор расположен у зрачкового края, где листки tunica nervosa переходят друг в друга (*T(R)Lt—5* и *8*); в этом месте эффект оказывается относительно сильным, и индуцированная ткань сливается с основной сетчаткой. Сильно нажимая на глаз, индуктор иногда, повидимому, механически препятствует утолщению пигментного листка, стиснутого между ним и сетчаткой; в результате получаются картины депигментации однослойного плоского эпителия или расплывчатые утолщения (*T(R)Lt—4, 11, 12* и *15*).

Таблица 6

Участие «слуховых пятен» в искусственной индукции сетчатки

Серии опытов	Слуховой пузырек непосредственно соприкасается с глазом							
	Рецепторный эпителий лабиринта участвует в контакте				Рецепторный эпителий лабиринта не участвует в контакте			
	Всего случаев	Индукции	Нет индукции	% индукции	Всего случаев	Индукции	Нет индукции	% индукции
Pelobates fuscus								
Серия PvoL — трансплантация глазного пузыря в мезенхиму, к дну слухового пузырька	3	3	—	100	6	6	—	100
Серия POtL — трансплантация зачатка глаза между слоями эпидермиса, латерально от слухового пузырька	—	—	—	—	1	1	—	100
Серия PLt — трансплантация слухового пузырька к зачатку глаза[1]	1	—	1	0	8	—	8	0
Triton taeniatus								
Серия TLt — трансплантация слухового пузырька к зачатку глаза	5	5	—	100	7	3	4	43
Серия T(R)Lt — трансплантация слухового пузырька к зачатку глаза и частичная экстирпация презумптивной сетчатки	7	5	2	71	7	4	3	57
Всего	16	13	3	—	29	14	15	—

[1] В большинстве случаев из серии *PLt* контактная поверхность глаза одета зачаточной chorioidea. Из остальных серий приведены только случаи, когда эпителии индуктора и глаза прямо прилегают один к другому.

6. Трансплантация обонятельного мешка к зачатку глаза у *Triton taeniatus* и *Pelobates fuscus*

У нормальных зародышей обонятельная плакода и глазной пузырь сближены. С возрастом расстояние между ними увеличивается; у *Pelobates* уже на стадии сформированных глазных бокалов их разделяет толстый слой мезенхимы, но у *Triton* даже дифференцированный глаз (стадии 43—45-я) обычно соприкасается своею ростровентральною поверхностью с обонятельным мешком. (Впрочем, пространственные отношения обоих зачатков вариируют индивидуально, и даже у одной особи расстояние между ними бывает не совсем одинаковым на правой и левой сторонах головы.) Тем не менее развитие пигментного листка в этом месте нисколько не нарушается, и пигментация ткани происходит здесь столь же интенсивно, как и на остальной поверхности глаза.

Как известно, обонятельный мешок может выступать в качестве активного индуктора и, например, при экспериментальной индукции конечности действует даже энергичнее, чем слуховой пузырек (Балинский, 1936, и др.). Поскольку в нормальных условиях его близость к глазу не вызывает образования лишней сетчатки, остается допустить, что или контакт между ними недостаточно тесен, или же пигментный листок глазного бокала по той или иной причине не реагирует на соприкосновение данного органа. Последнее можно было бы отнести за счет качественных особенностей обонятельного эпителия, которые лишают его свойств, имеющихся у слухового пузырька. С другой стороны, возможно, что нарушение структуры глаза, развивающегося на нормальном месте, вообще затруднено в силу мощной динамической корреляции его частей. В этом отношении результаты рассматриваемого сейчас опыта заслуживают внимания наряду с описанной выше пересадкой лабиринта. Наконец, можно было предположить, что способность к индукционному воздействию или соответственно к реакции на него неодинакова в разных участках закладок. В частности, по наблюдениям Балинского (1936) в обонятельном мешке наиболее активно индуцирующим (конечность) отделом является «каналовый эпителий», т. е. как раз те части обонятельного зачатка, которые в норме отдалены от глаза. Мало вероятным, но все же требующим проверки, было допущение, что в пределах внешне однородного пигментного листка способность к данной реакции отсутствует в ростральном участке, т. е. именно там, где ее проявление могло бы в нормальных условиях нарушить функциональное строение органа.

Опыты пересадки обонятельного мешка к разным участкам поверхности глазного бокала дают материал для суждения по всем затронутым выше вопросам.

Серия операций на *Pelobates fuscus* оказалась безрезультатной. У трех из фиксированных на седьмой день головастиков трансплан-

тат совершенно отсутствует, а у остальных семнадцати хотя и хорошо прижился, но расположен на некотором расстоянии от глаза реципиента.

Опыты на *Triton taeniatus* вышли удачнее. Операции произведены на стадиях 23—28-й (реципиент) и 24—32-й (донор); допускались возрастные различия между партнерами, причем донор обычно был старшим. Восемь из оперированных зародышей случайно погибли, остальные двадцать развивались нормально при 20—23° и были фиксированы через 6—12 дней после операции (табл. 7). В некоторых случаях вместе с обонятельным мешком пересажено немного материала переднего мозга.

Таблица 7

Стадии операции и фиксации (реципиенты)

Стадии фиксации	Стадии операции					
	23	24	25	26	27	28
Через 6 дней, стадия 39				*Tolft—5*		
Через 7 дн. стад. 41	*Tolft—28*					
Через 7 дн. » 42		*Tolft—25, 26*				
Через 8 дн. стад. 43	*Tolft—21*		*Tolft—24*			
Через 8 дн. » 44		*Tolft—22*	*Tolft—23*			
Через 9 дн. стад. 43	*Tolft—20*					
Через 9 дн. » ?			*Tolft—7, 8, 9, 10*	*Tolft—12*		
Через 9 дн. » 45			*Tolft—19*			
Через 9 дн. » 45+				*Tolft—17*		
Через 12 дн. стад. 44					*Tolft—3*	
Через 12 дн. » 45					*Tolft—4*	
Через 12 дн. » 45+						*Tolft—1, 2*

У десяти личинок достаточно хорошо развитый трансплантат соприкасается с правым глазом. На стадиях фиксации chorioidea еще только начинает образовываться, и во всех случаях трансплантат на значительном протяжении плотно прижат непосредственно к пигментному листку tunica nervosa. Тем не менее ткань последнего не обнаруживает заметных изменений, и он никогда не бывает оттянут от сетчатки, как в серии *TLt*.

В двух других случаях пигментация этого листка возле трансплантата несколько ослаблена. В одном из них (*Tolft — 7*) к глазу обращен тонкий эпителий обонятельного мешка, и между ними находится тончайшая прослойка из одного ряда клеток мезенхимы. В другом случае (*Tolft — 8*) к пигментному листку плотно прилегает массивный отдел трансплантата, причем некоторое ослабление пигментации глазного эпителия заметно только в небольшой части обширной площади контакта. Еще в четырех случаях к пигментному листку прилегает мозговая ткань (невробласты и белая субстанция

переднего мозга), захваченная при трансплантации, но это ничуть не отражается на гистогенезе глаза. У остальных четырех личинок трансплантат находится на некотором расстоянии от глаза.

В условиях этого опыта обычно удается осуществить гораздо более тесный контакт обонятельного мешка с глазом, чем тот, который наблюдается в норме (фиг. 18 и 19). В соприкосновение приходят разные части трансплантата и притом с разными участками периферического листка глазного бокала (табл. 8). Тем не менее строение и гистогенез глаза остаются ненарушенными. Ничтожные изменения в двух случаях, отнесенных в рубрику сомнительных индукций, не могут итти в счет: они едва ли сравнимы даже с самым слабым индукционным эффектом из полученных при трансплантации слухового пузырька (серия *TLt*).

Таблица 8

Серия Tolft. Результаты трансплантации обонятельного мешка к зачатку глаза у *Triton taeniatus*[1]

Трансплантированный обонятельный мешок соприкасается с глазом своею массивною частью		Трансплантированный обонятельный мешок соприкасается с глазом своим тонким эпителием	Трансплантат соприкасается с глазом своею массивною частью и тонким эпителием	К глазу прилегает ткань мозга
Нет индукции	Сомнительная индукция	Сомнительная индукция	Нет индукции	Нет индукции
1	2	3	4	5
Tolft — *17, 22* (caud.) *Tolft* — *23, 24* (ventr.-caud.) *Tolft* — *3* (dors.-caud.) *Tolft* — *25* (dors.) *Tolft* — *2* (ventr.)	*Tolft* — *8* (ventr.)	*Tolft* — *7* (dors.)	*Tolft* — *19, 20* (caud.) *Tolft* — *21* (dors.-med.)	*Tolft* — *4, 5* (caud.) *Tolft* — *1, 26* (dors.-caud.)
Всего . .	—	—	—	—
7	1	1	3	4

Повидимому, пигментный листок в целом не способен реагировать существенным изменением на контакт с обонятельным зачатком; по крайней мере это достоверно известно относительно нетронутого эпителия, одевающего нормальный глаз. Близость трансплантата не отражается и на развитии первичной сетчатки, в противоположность тому, что является правилом при пересадке зачатка лабиринта. Очевидно, воздействие массивного, но не очень крупного обонятельного мешка коренным образом отличается от воздействия тонкостенного и объемистого слухового пузырька.

[1] В скобках обозначено положение трансплантата относительно глаза реципиента.

III. Обсуждение результатов

Характер реакции глазного зачатка. Изменения, вызываемые в глазу пересаженным слуховым пузырьком, всегда однозначны: ближайший к трансплантату участок пигментного листка постепенно уподобляется ретинальной ткани. Наименьший эффект — это ослабление пигментации эпителия, более сильный — утолщение эпителиального пласта и переход его из однослойного в многослойный, причем пигмент исчезает вплоть до полного отсутствия; наконец, образование лишнего зачатка ретины, в основных чертах напоминающего нормальный. Эти результаты получены в опытах на зародышах *Triton taeniatus*. При реципрокных пересадках у этого же вида и у *Pelobates fuscus*, когда действию индуктора подвергается пересаженный глаз, получена хорошо дифференцированная добавочная сетчатка (1936, рис. 4; фиг. 2 и 5 этой работы) и тоже фиксированы разные этапы ее развития. Таким образом характер реакции не оставляет сомнений.

Специфика реагирующего материала. Зачаток внутреннего уха, очевидно, не является специфическим индуктором сетчатки, так как в норме он находится далеко от глазного бокала, возникает несколько позже и вовсе не влияет на структуру глаза. Следовательно, род реакции целиком зависит от свойств глазного материала. Это подтверждается еще тем фактом, что пигментный эпителий способен образовать ретинальную ткань даже самостоятельно, если его кусочек пересадить в нейтральное окружение (Драгомиров, 1933а).

Дифференцированность реакции. Все же реакция со стороны глазного бокала известным образом дифференцирована. Не всякий орган способен вызвать гетеротопное образование сетчатки. Глаз тритона вовсе не отвечает на прикосновение обонятельного мешка в нормальных условиях и даже более тесное прилегание трансплантированного к нему чужого обонятельного мешка отражается редко и крайне слабо. Не индуцируют также нервные ганглии и ткань мозга, безразлично, идет ли речь о глазном бокале, оставленном на месте (данные этой работы), или же о трансплантированном целиком (1936, рис. 5), или, наконец, о развившемся из пересаженного фрагмента (1933а, рис. 8, 14; 1935, рис. 12, 16, 19). Без реакции остается давление мускула или хряща.

При этом неактивными оказываются различные части органов: белая субстанция и состоящие из невробластов участки переднего, среднего и продолговатого мозга, массивный отдел обонятельного мешка, заключающий первично-чувствующие клетки, и тонкий эпителий ноздревого канала.

Слуховой лабиринт как индуктор сетчатки. С другой стороны, ушной лабиринт индуцирует контактом любого участка своей эпителиальной стенки. Правда, касание нейроэпителия особенно

хорошо стимулирует ретинальную дифференцировку, однако индукция обычно наступает раньше его расчленения на отдельные рецепторные пятна, когда ткань слухового пузырька выглядит еще относительно индиферентной. На таких ранних стадиях зачаток внутреннего уха отличается от перечисленных выше неактивных в данном отношении эмбриональных образований главным образом как зачаток, гораздо менее массивный. Он отшнуровывается от эпидермиса сразу в виде пузырька и с самого начала заключает в себе значительную полость. С возрастом стенка его еще более истончается, а объем полости увеличивается.

Сходство условий образования сетчатки в опыте и в норме. В нормальных условиях сетчатка образуется в той части глазного зачатка, которая прилегает к покровной эктодерме зародыша, причем по своему протяжению зачаток ретины точно совпадает с площадью контакта. Как и в случаях индукции слуховым пузырьком, только тонкий пласт эпителия отделяет презумптивную сетчатку от жидкой среды (в опыте это будущая эндолимфа, а в нормальных условиях — жидкость, окружающая зародыш). Сходство еще более возрастает, если сравнивать стадию нормального развития, когда молодая сетчатка охватывает утолщение эктодермы, представляющее собою закладку хрусталика, с одним из типичных случаев экспериментальной индукции, где индуцированная ткань прилегает к слуховому пятну. Конечно, подобие только в грубых чертах, но оно заслуживает серьезного внимания, поскольку речь идет о мало дифференцированных эмбриональных состояниях. Наконец, в норме, после того как глазной пузырь достигает покровной эктодермы, устанавливается теснейшая связь его дистальной стенки (будущей сетчатки) с линзогенным эпителием. На некоторых стадиях они так прочно срастаются, что бывает почти невозможно разъединить их иглой или ножом. Лишь со временем, по мере формирования глазного бокала и хрусталика, оба зачатка окончательно обособляются. Именно такие же отношения наблюдаются в условиях опыта, только здесь речь идет о добавочной сетчатке, а место эпидермиса занимает являющийся дериватом его внутреннего слоя эпителий лабиринта[1].

Это далеко идущее сходство побудило меня предположить, что условия, обеспечивающие нормальное развитие сетчатки из латеральной стенки глазного пузыря, до некоторой степени воссоздаются в опыте для иного его участка, вызывая здесь такую же реак-

[1] Выше при обзоре отдельных серий опытов уже были рассмотрены данные за и против необходимости непосредственного контакта. Высказанные там соображения позволяют, мне кажется, считать, что контакт действительно необходим и что сколько-нибудь значительный слой мезенхимы изолирует индуктор от реагирующего зачатка и прерывает индукцию. Так или иначе фактов, противоречащих этому предположению, пока нет, а типичные картины индукции включают тесное прилегание или даже слияние взаимодействующих поверхностей.

цию. Если это верно, то контакт с эпителием лабиринта в известной мере равноценен контакту с линзогенным эпителием. Тогда следует ожидать, что прилегание глазного зачатка к покровной эктодерме стимулирует развитие сетчатки на всей поверхности соприкосновения и является одним из факторов дифференцировки глаза в нормальном эмбриогенезе. Ориентировочные опыты уже подтвердили это предположение (1937в). По другим наблюдениям (1937а) свойством индуцировать обладает не только закладка хрусталика, но и смежная эктодерма. Интересно сопоставить это обстоятельство с тем, что и в эпителии лабиринта индукционная способность не ограничивается утолщенными участками (нейроэпителий).

Группы индукторов различного действия. (Потенциальные индукторы сетчатки и ядерных структур хрусталика.) Внешние стимулы развития ретинальной ткани, будучи сходными в разных случаях, тем не менее, очевидно, неспецифичны, так как могут исходить от разных органов зародыша. Выше этот вывод уже был обоснован несколько иначе. Он находит подтверждение еще с третьей стороны: тот же слуховой пузырек, если его привести в соприкосновение с закладкой хрусталика, вызывает совершенно иную реакцию, а именно индуцирует добавочное волокнистое ядро в хрусталике (1929). Хотя речь идет о воздействии живого органа, не приходится говорить, что он якобы «вносит» какую-то организацию. Вызываемые им структуры в обоих случаях (сетчатка, ядро хрусталика) действительно имеют определенную и даже весьма сложную организацию, но она является чем-то совершенно посторонним для индуктора и всецело принадлежит реагирующему зачатку.

Понятно, что характер новообразования определяется его собственным материалом, но является новый вопрос. В нормальных условиях ядерные структуры в хрусталике возникают под влиянием со стороны глазного бокала; имеется ли в данном случае сходство действующих факторов, вносимых разными органами, и тождественны ли эти факторы с теми, которые вызывают индукцию сетчатки? Для окончательного ответа пока еще нет надежных данных, тем более, что о природе факторов пока можно только догадываться. На вторую часть вопроса приходится ответить скорее отрицательно. Иначе пришлось бы искать черту структурного и физиологического сходства уже не только между лабиринтом и покровным эпителием, но включать сюда еще и глазной бокал; между тем сравнение в одной плоскости столь разнородных образований почти равносильно в данном случае признанию, что контакт любого органа может вызвать и ту и другую индукцию. В действительности же дело обстоит вовсе не так. В частности, говоря о хрусталике, необходимо отметить, что в качестве индуктора его волокон со стороны глаза может выступать только сетчатка и, даже более узко, только ее будущий зрительный отдел (Драгомиров, 1932, 1933в), а со стороны

лабиринта, повидимому, только нейроэпителий (1929); но зато соприкосновение с ганглием, не влияющее на структуру глазного бокала, причиняет индукцию в хрусталике (1929). Таким образом, насколько можно уже сейчас судить, только нервные ткани эмбриона могут индуцировать ядро в хрусталике, быть может, отдавая вырабатываемые ими вещества ближайшим клеткам хрусталика[1]. В этом — сходство индукторов, способных вызывать дифференцирование закладки хрусталика. Нужно сказать, что действующие участки органов, несмотря на их принадлежность к группе нервных тканей, довольно различны; в глазном бокале и в ганглии индуцирующая поверхность представлена невробластами или ганглионарными клетками, а в лабиринте — вторично чувствующими клетками рецепторного эпителия (кроме того, в каждой из этих тканей имеются еще свои опорные элементы).

Итак, поскольку речь идет о воздействии живых систем, индукция в хрусталике требует более своеобразного круга индукторов. Но и индукция сетчатки в глазу, очевидно, возможна только при наличии вполне определенного комплекса условий. Дело будущего выяснить, можно ли вызвать морфогенетическую реакцию со стороны этих органов столь же разнородными неживыми возбудителями, как это удается при индукции как одного, так и другого зачатка на более ранних стадиях развития зародыша (Holtfreter, 1934a, 1934b, и др.). Так или иначе уже сейчас ясно, что характер реакции здесь тоже всецело определяется спецификой образовательного материала. С другой стороны, из приведенного выше сравнения вытекает, что слуховой пузырек в моих опытах не оказывается в положении чужеродного тела, как, например, почка конечности или регенерационная бластема, индуцировавшие закладку мозга в опытах Мангольда (1928) и Уманского (1933), или тот же слуховой пузырек, пересаженный в боковую область туловища и индуцирующий там лишнюю конечность (Балинский и др.), а скорее напоминает тот или иной нормальный индуктор.

Эмбриональная индукция как активация или возбуждение. Описываемые здесь явления не представляют исключения из всей категории эмбриональных индукций. Их можно рассматривать, наряду с примерами индукции целых органов, как результат локальной активации материала (Child, 1929, стр. 151; Lillie, 1929, стр. 517; Драгомиров, 1933b, стр. 248; 1935, стр. 126). Природу индукции можно определить еще как раздражение или, лучше, возбуждение (Herbst, 1901; Драгомиров, 1929, стр. 667; 1936, стр. 727; Vogt, 1934, стр. 278). Однако не следует забывать, что при нашем почти полном незнании, в чем состоят физиологические

[1] В этом направлении необходимы более детальные исследования. Попутно замечу, что индуцировать целый хрусталик вместе с его ядром можно самыми различными убитыми тканями, например кусочками печени или сердца (Holtfreter, 1934a, 1934b).

процессы, разыгрывающиеся при контактном взаимодействии двух зачатков, термины, которыми мы пытаемся точнее обрисовать характер взаимодействия, имеют весьма относительную ценность. Выражения «активация» или «возбуждение» приемлемы лишь постольку, поскольку они оттеняют определяющее значение свойств реагирующей системы в сравнении со свойствами системы индуцирующей, наличие которой в основном лишь разрешает или стимулирует процесс. Конечно, в эти термины не следует вкладывать здесь буквально тот же смысл, какой они приняли в физиологии зрелого организма. Думается, что повышение жизнедеятельности эмбриональной ткани, чем бы оно ни было вызвано, должно так или иначе отразиться на ее морфогенезе, и скорее всего в виде структурного обогащения активированного материала.

В связи с изложенными тут фактами нужно особо отметить этот признак, общий для всех индукций, т. е. прогрессивный характер развития индуцированного участка. Будет ли это закладка целого органа, или только одного из его компонентов, индуцированное образование всегда выделяется из произведшей его ткани как структурно более сложное. С этой стороны индукцию можно определить даже как «реализацию наиболее эффективных потенций материала и образование наиболее сложных и специфических структур, возможных в данном месте и на данной стадии» (Драгомиров, 1935, стр. 126; см. также Балинский, 1936, стр. 147).

Таким образом всякое торможение, угнетение развития не следует относить к разряду индукций. Поэтому, в частности, контактные влияния со стороны соседних органов и тканей на глазной бокал, в случае, если они подавляют развитие сетчатки и способствуют дифференцировке пигментного листка, что весьма возможно, должны быть изучены особо.

Реактивные свойства того или иного зачатка, равно как и большая или меньшая способность его к самодифференцировке, определяются, разумеется, на более ранних стадиях, в процессе общей детерминации презумптивной закладки. В связи с этим следует еще заметить, что контакт с покровной эктодермой не является единственной причиной дифференцировки глазного бокала (см. Драгомиров, 1936).

Корреляция частей в пределах глазного зачатка и посторонние воздействия. В этом отношении очень показательны, между прочим, опыты пересадки фрагментов. Самостоятельное превращение кусочка пигментного листка, изъятого из глазного бокала, в чистую сетчатку или в целый маленький глаз свидетельствует, что в нормальной обстановке специфические потенции этого материала почему-то реализуются лишь частично, соответственно его частному значению в зачатке органа. Контрольный эксперимент показывает, насколько положение в одном или в другом из листков глазного бокала определяет гистогенез материала. Кусочек

пигментного листка, будучи всажен в толщу молодой сетчатки, превращается в ткань сетчатки. Соответственно видоизменив опыт, можно достичь и противоположного, т. е. гармонического включения презумптивного ретинального материала в однослойный пигментный эпителий (в печати).

Эту зависимость можно представить себе в виде некоторой подвижной корреляции в пределах самого зачатка или же как результат дифференцирующих воздействий со стороны неоднородного окружения. В действительности, видимо, имеют значение оба эти момента.

Молодой глаз соприкасается с оформленными органами далеко не всею поверхностью пигментного листка, следовательно, их воздействие едва ли может быть полностью ответственно за реализацию определенных потенций в этом листке. Не исключено, однако, что окружающая мезенхима угнетает развитие ретинальной ткани в наружном листке глазного бокала и направляет его гистогенез в сторону образования пигментного эпителия. Подобное же действие оказывает, может быть, и близость тыльной стенки глаза к промежуточному мозгу. Прилегание дистальной стенки зачатка к эктодерме, как уже упоминалось, напротив, благоприятствует ее превращению в сетчатку.

Вместе с тем внутреннее взаимодействие частей определенно является дифференцирующим и организующим фактором. Это видно опять-таки из судьбы изолированных кусочков, которые обычно образуют целый уменьшенный глазной бокал, причем его компоненты восстанавливаются в типичных пропорциях и пространственных соотношениях. Эта неизвестной природы корреляция в закладочном материале органа, регулирующая развитие трансплантата в чуждом, но мало активном окружении, хотя и лабильна, все же имеет известную степень устойчивости. Она оказывается более мощной в неповрежденном глазном бокале, который сохраняет свои нормальные связи с остальным зародышевым организмом. Если слуховой пузырек пересадить к такому глазу, то индукционное изменение происходит относительно медленно (у тритона) или вовсе отсутствует (у чесночницы), хотя индуктор развивается достаточно хорошо. Пересаженный глаз реагирует на контакт со слуховым пузырьком гораздо сильнее и к тому же у обоих подопытных видов. Казалось бы, это можно объяснить ранением отрезанного глазного пузыря и «эмбрионализацией» восполняющих дефект клеток, которые, возможно, становятся более чувствительными и потентными. Однако индукция наблюдается в различных местах пересаженного глаза, независимо от первоначального изъяна, а смотря по тому, где осуществился контакт с индуктором. Поэтому, если оставить в стороне возможность неодинаково тесного соприкосновения органов в разных опытах, приходится говорить о большей или меньшей реактивности всего глазного зачатка.

Попытка нарушить первичную корреляцию в глазном бокале и тем облегчить индукцию дала неожиданный, но понятный результат. Если верно, что презумптивная ретина является физиологически доминантной областью зачатка (Драгомиров, 1933b, 1935), то, выключив ее тормозящее влияние, можно не только освободить скрытые потенции пигментного листка (1933a, 1935), но и повысить его реактивность. Соответствующий опыт, поставленный на зародышах тритона (см. выше, серия *T (R) Lt*, стр. 30), не удался потому, что даже очень значительный ущерб в дистальной стенке глазного бокала восполняется неожиданно скоро, и уже через несколько дней молодой глаз приобретает правильное, пропорциональное строение, оставаясь только немного уменьшенным. Все же этим путем удалось выявить зависимость процессов в пигментном листке от состояния ретинального отдела. Операция отразилась на ходе индукции, резко ослабив индукционный эффект. Исходя из первоначального допущения, следует думать, что активация дистальной стенки глазного бокала, выразившаяся в усиленном развитии сетчатки, подняла ее активность в качестве доминантной области и привела к еще большему торможению в районе пигментного листка, чем это свойственно нетронутому глазному бокалу. Таким образом нарушение в одной части изменяет динамику всего зачатка.

Рассмотренные выше факты вплотную подводят нас к сложной проблеме дифференцировки органа в нормальных условиях и ставят на очередь изучение дифференцирующих факторов во всей их совокупности. Первые опыты в этом направлении над зачатком глаза дали уже положительные результаты, но придется, повидимому, поставить еще немало экспериментов, прежде чем можно будет синтезировать все данные.

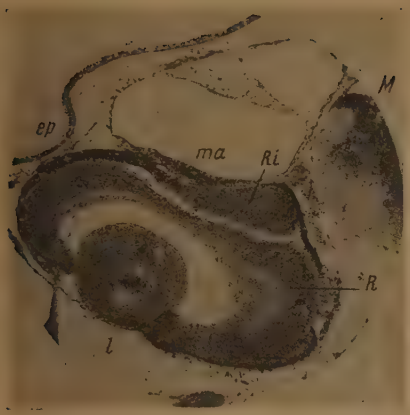
ВЫВОДЫ

1. Соприкосновение трансплантированного зачатка глаза со слуховым пузырьком у *Pelobates fuscus* приводит обычно к образованию добавочной сетчатки, которая развивается из материала пигментного листка глазного бокала в месте контакта обоих органов.

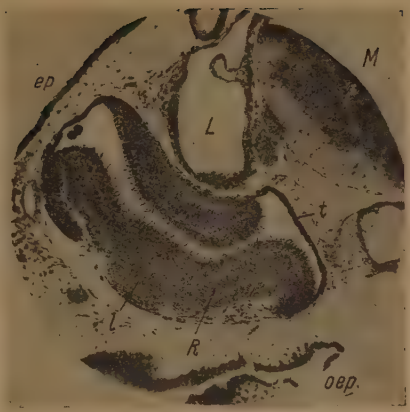
2. Реципрокная пересадка у того же вида дает отрицательный результат, хотя пересаженный слуховой пузырек развивается довольно хорошо. Таким образом неповрежденный глаз, сохраняющий связь с мозгом и нормальные в общем отношения с дериватами покровной эктодермы, оказывается более стойким к посторонним влияниям.

3. У *Triton taeniatus* реактивность глаза выше: пересаженный индуктор часто вызывает образование второй сетчатки[1].

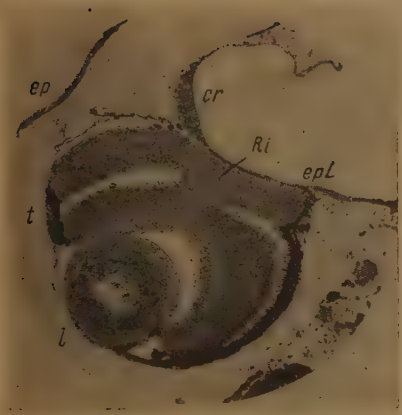
[1] С этим согласуются также наблюдения автора (1936), что глаз тритона, будучи пересажен в область лабиринта, претерпевает особенно сильные нарушения структуры.



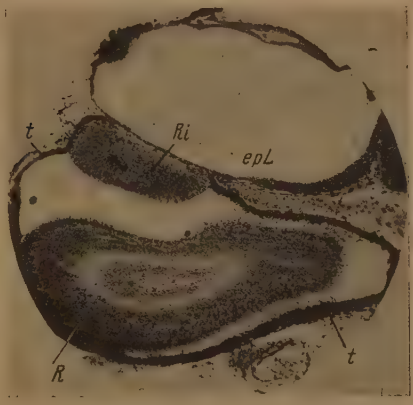
Фиг. 1



Фиг. 2



Фиг. 3



Фиг. 4

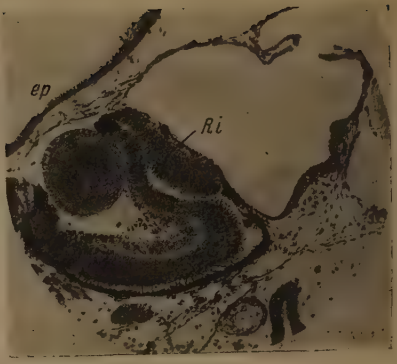
Фиг. 1. Эксперимент *PvoL — 15. Pelobates fuscus.* Поперечный срез через голову оперированной личинки. *ep* — кожа. M — продолговатый мозг. ma — слуховое пятно лабиринта, к которому примыкает индуцированная сетчатка (*Ri*); между ними тонкая прослойка соединительной ткани. *R* — основная сетчатка трансплантированного глаза, более дифференцированная, чем добавочная. Черный пигментный эпителий покрыт сосудистой оболочкой только на латеральной, обращенной к коже, стороне глаза. *l*—хрусталик в зрачке трансплантата. 7 дней после операции. Увеличено в 90 раз (при таком же увеличении даны и все остальные микрофото).

Фиг. 2. Эксперимент *PvoL—6.* Восемь дней после операции. *L*—ушной лабиринт. Возле него индуцированная сетчатка, дифференцированная приблизительно в такой же степени, как и основная (*R*). *оер* — эпителий ротовой полости; t — пигментный листок глаза. Остальные обозначения, как на фиг. 1.

Фиг. 3. Эксперимент *PvoL — 18.* Индуцированная сетчатка (*Ri*) разрослась далеко за пределы контакта с лабиринтом, но отчасти непосредственно прилегает к его плоскому эпителию (*epL*). t — перемычка из пигментного эпителия, соединяющая обе сетчатки на зрачковом краю глаза. cr — чувствующий гребень полукружного канала. 7 дней после операции.

Фиг. 4. Эксперимент *PvoL—25.* Семидневный трансплантат и примыкающий к нему слуховой пузырек реципиента. В месте их соприкосновения из пигментного листка глазного бокала развилась небольшая добавочная сетчатка (*Ri*). Срез прошел каудально от зрачка трансплантата.

Фиг. 5



Фиг. 6

Фиг. 7

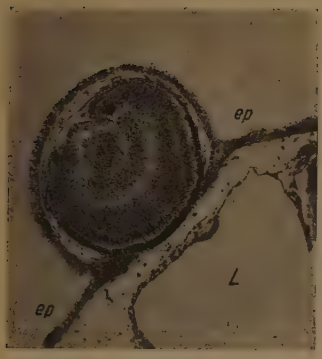
Фиг. 8

Фиг. 5. Эксперимент *PvoL — 26.* Индуцированная сетчатка только своим зрачковым краем прижата к лабиринту, на значительном протяжении между ними вклинилась соединительная ткань. Видна спайка индуцированной сетчатки с первичной. Обе дифференцированы почти одинаково. *st* — соединение глаза с пересаженным вместе с ним кусочком мозга, соответствующее стебельку глазного бокала (на соседних срезах в этом месте проходит зрительный нерв). 7 дней после операции.

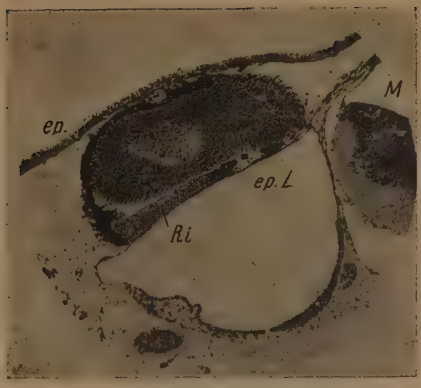
Фиг. 6. Эксперимент *PvoL — 30.* Семидневный трансплантат с молодой добавочной сетчаткой, индуцированный возле зрачка. Эта новообразованная сетчатка (*Ri*) тесно соединена с плоским эпителием лабиринта.

Фиг. 7. Эксперимент *POtL—15. Pelobates fuscus.* Поперечный срез через голову реципиента, фиксированного тотчас после операции. *ex. ep* и *en. ep* — наружный и внутренний слои эпидермиса; ot—засунутый между ними глазной бокал с закладкой хрусталика (l).

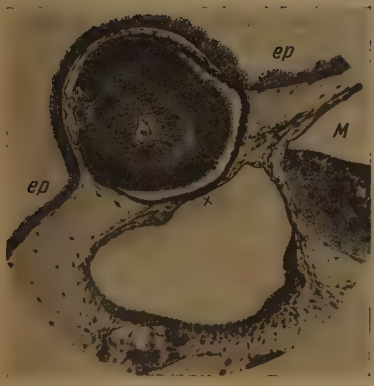
Фиг. 8. Тот же объект (*POtL—15*). Срез через каудальную часть трансплантата (ot) на уровне слухового пузырька (L), который уже отшнуровался от внутреннего слоя эпидермиса (en. ep).



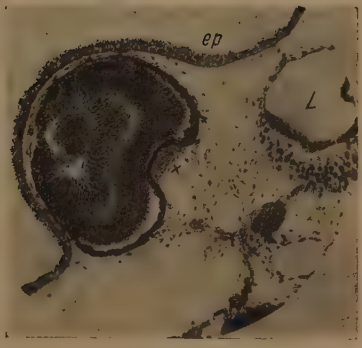
Фиг. 9



Фиг. 10



Фиг. 11



Фиг. 12

Фиг. 9. Эксперимент *POtL — 4*. Пятидневный трансплантат в выступе кожи против слухового пузырька.

Фиг. 10. Эксперимент *POtL—25*. Срез через краевую часть лишней сетчатки (*Ri*), индуцированной в пигментном листке трансплантата прилегающей к нему перепончатой стенкой лабиринта (*epL*). Видно тесное соединение обоих органов. 7 дней после операции.

Фиг. 11. Эксперимент *POtL — 20*. Трансплантат, слегка касающийся тонкой дорзальной стенки слухового пузырька своим пигментным эпителием (место контакта отмечено *). Личинка фиксирована через 5 дней после операции.

Фиг. 12. Эксперимент *POtL — 16*. Пятидневный трансплантат. ×—— конец отростка эпидермиса, который глубоко вдавливает пигментный эпителий глаза, но почти не влияет на его гистогенез

Фиг. 13

Фиг. 14

Фиг. 15

Фиг. 16

Фиг. 13. Эксперимент *PLt — 20. Pelobaces fuscus.* Глаз реципиента через 10 дней после операции. Над ним пересаженный лабиринт, заключенный в хрящевую капсулу (cL). Пигментный листок глаза заметно оттянут трансплантатом от сетчатки; на нем уже залегает зачаточная сосудистая оболочка. *C* — роговица.

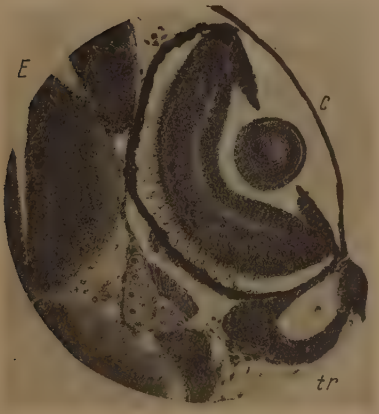
Фиг. 14. Эксперимент *PLt — 12.* Поперечный срез на уровне каудальной части глаза. ╳ — место соприкосновения тонкого эпителия, пересаженного слухового пузырька с поверхностью глаза реципиента. Личинка фиксирована через 10 дней после операции.

Фиг. 15. Эксперимент *TLt — 9. Triton taeniatus.* Глаз реципиента и трансплантированный слуховой пузырек на поперечном срезе (проходящем у переднего края зрачка). ╳ — место контакта обоих органов, где наружный листок глазного бокала утолщен, лишен пигмента и начинает превращаться в добавочную сетчатку. *D* — промежуточный мозг. Фиксировано через 7 дней после операции.

Фиг. 16. Тот же объект (*TLt—9*); срез через середину зрачка и хрусталика. Видно недоразвитие основной сетчатки против места индукции и впадина, соответствующая кривизне индуцированной сетчатки.

Фиг. 17

Фиг. 18



Фиг. 19

Фиг. 17. Эксперимент *T(R) Lt—1. Triton taeniatus.* 8 дней после операции. Фронтальный срез (выше хрусталика). Плоский эпителий пересаженного слухового пузырька на большом протяжении (×———×) соприкасается с пигментным эпителием глаза реципиента. Сетчатка против этого участка заметно ослаблена, а на внутренней поверхности пигментного эпителия отсутствуют протоплазматические отростки; но индукции нет. *E* — мозг.

Фиг. 18. Эксперимент *Tolft — 17. Triton taeniatus.* Фронтальный срез через глаз реципиента и трансплантированный обонятельный мешок (*tr*). Последний прилегает к пигментному эпителию глаза своим массивным отделом, не причиняя индукции. 9 дней после операции.

Фиг. 19. Эксперимент *Tolft — 19.* Фронтальный срез через глаз реципиента и пересаженный обонятельный мешок (*tr*). Контакт пигментного эпителия с массивной частью обонятельного органа и с тонким эпителием ноздревого отдела остается без индукции. 9 дней после операции.

4. Если тотчас после пересадки слухового пузырька удалена центральная часть будущей сетчатки, то быстро происходит заживление и структура органа восстанавливается, причем даже гистогенез запаздывает не очень заметно; глаз оказывается только уменьшенным. Эта операция, интенсифицируя процессы развития в регенерирующем ретинальном отделе, приводит к явному торможению индукции в пигментном листке: индукция наблюдается относительно редко и эффект ее слабее, чем в предыдущем опыте.

5. Реагировать изменением гистогенеза и превращаться в настоящую сетчатку способен любой участок пигментного листка. Индукция в пересаженном глазу может происходить как на месте отреза, так и на значительном расстоянии от края отреза. В неповрежденном глазном бокале особой чувствительностью отличается зона, ближайшая к зрачку, возле стыка обоих листков.

6. Индуцированная ткань, как правило, выглядит моложе первичной сетчатки, но может отчетливо дифференцироваться на слои и развить зрительные окончания, а в одном случае даже отсылает нерв. У *Pelobates* иногда уже в течение 7—8 дней она успевает догнать основную ретину по степени гистогенеза. У *Triton* индукционные изменения прогрессируют медленнее, в соответствии с общими темпами развития зародыша.

7. Различие в стадиях, на которых глаз подвергался воздействию индуктора в этих опытах (более или менее оформленные первичные глазные пузыри у *Pelobates*, а у тритона также и стадии формирования двустенных бокалов), не отражается заметно на исходе операции.

8. Глаз тритона не реагирует на тесное соприкосновение пересаженного обонятельного мешка, безразлично, прилегает ли к нему массивный отдел последнего, или же тонкий эпителий ноздревого канала. Этот результат представляет интерес, в частности, потому, что у многих нормальных особей зачатки глаза и обонятельного органа весьма сближены и дно обонятельной ямки достигает пигментного листка глазного бокала[1].

9. Остается без реакции также контакт с пересаженным кусочком переднего мозга (с белой субстанцией или с частью мозговой ткани, где сосредоточены тела невробластов), с поверхностью среднего или продолговатого мозга реципиента, с нервным ганглием (V, VII и VIII), с мускулом, хрящом или выростом эпидермиса.

10. Со стороны ушного лабиринта для индукции достаточно соприкосновения плоского эпителия, но рецепторные пятна действуют энергичнее.

11. Необходимым условием индукции является, повидимому, слипание эпителиев индуктора и реагирующего зачатка. Очень тонкая

[1] У *Pelobates* расстояние между ними более значительно, а после трансплантации обонятельный мешок далеко отодвигается от глаза.

прослойка мезенхимы, из одного ряда клеток, может быть, допускает взаимодействие между ними, но, если к моменту фиксации личинки органы несколько отстоят один от другого, положительный результат наблюдается только в тех случаях, где разделяющая их мезенхиматозная ткань явно вклинилась уже после того, как состоялась индукция.

12. Вероятно, контакт с зачатком лабиринта создает для прилежащего участка глаза условия, близкие к тем, в которых находится в норме презумптивная сетчатка, прилежащая к покровной эктодерме. В пользу этого предположения говорит как то обстоятельство, что среди многих органов зародыша пока только эти проявили себя как потенциальные индукторы сетчатки, так и значительное сходство картин, наблюдаемых, с одной стороны, в описанных здесь опытах, а с другой стороны, при индукции второй сетчатки линзогенным участком эктодермы в перевернутом глазу (1937в). В обоих случаях реагирующий зачаток слипается с относительно тонким пластом эпителия, который отделяет его от жидкой среды (омывающей зародыш или заключенной в полости слухового пузырька). И самые ткани обоих индукторов обнаруживают значительное сходство. Достаточно напомнить, что слуховой пузырек является дериватом внутреннего слоя эпидермиса, к которому в другом месте прилегает ретинальная стенка глазного пузыря, а рецепторные пятна лабиринта в грубых чертах подобны развивающейся из этого же слоя закладке хрусталика в том периоде, когда она теснейшим образом связана с молодой сетчаткой.

13. Индукция сетчатки, очевидно, не требует узко специфичного индуктора, но вместе с тем, поскольку речь идет о живых частях зародыша, ее возбудители, повидимому, должны вносить какой-то вполне определенный комплекс факторов.

Институт эволюционной морфологии
им. акад. А. Н. Северцова.
Академия Наук СССР.

Поступило
в июне 1937 г.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Балінський Б. І. Екстирпація переднирки в тритона, Труди фіз.-мат. відд. ВУАН, т. 12, вип. 4, 1929.
[2] Балінський Б. І., Індукція кінцівок у амфібій, Вид. Акад. Наук УРСР, 1936.
[3] Драгомиров М., До питання про характер сочкотворного впливу очного келеха, Труди фіз.-мат. відд. ВУАН, т. 6, вип. 1, 1927.
[4] Драгомиров М., Роль різних частин ока в гістогенезі кришталика, Збірн. дослід. над індивід. розв. тварин, № 6, Труди Інст. зоол. та біол. ВУАН, 1933с.
[5] Драгомиров М., Детермінація очного зачатка в амфібій, Труди Інст. зоол. та біол. ВУАН, т. 8, 1935.
[6] Драгомиров М., Полярність епітелію очного зачатка і морфогенез ока, Труди Інст. зоол. та біол. АН УРСР, т. 17, 1937а.
[7] Драгомиров Н. И., Экспериментальная индукция сетчатки у зародышей амфибий, Доклады АН СССР, т. 15, № 1, 1937б.

[8] Драгомиров Н. И., О влиянии прилегающей эктодермы на организацию зачатков глаз, Доклады АН СССР, т. 15, № 1, 1937в.
[9] Драгомиров М., Асиміляторна індукція і регуляція кришталикових структур, Наук. записки Київськ. держ. унів., Біол. збірн., № 3 (в печати).
[10] Драгомиров М., Гістогенез і формотворення закладкового матеріалу в залежності від його місця в очному бокалі, Труди Інст. зоол. та біол. АН УРСР (в печати).
[11] Филатов Д. П., Удаление и пересадка слуховых пузырьков у зародышей Bufo, Русск. зоол. журн., т. 1, 1916.
[12] Balinsky B. I., Transplantation des Ohrbläschens bei Triton, Roux' Arch., 105, 1925.
[13] Balinsky B. I., Über experimentelle Induktion der Extremitätenanlage bei Triton mit besonderer Berücksichtigung der Innervation und Symmetrieverhältnisse derselben, Roux' Arch., 110, 1927.
[14] Bautzmann H., Holtfreter J., Spemann H. und Mangold O., Versuche zur Analyse der Induktionsmittel in der Embryonalentwicklung, Naturwiss., 20, H. 51, 1932.
[15] Burr H. S., The effects of the removal of the nasal pits in Amblystoma embryos, J. Exp. Zool., 20, 1916.
[16] Castelnuovo Gina, Azione differenziale della temperatura sulle uova di axoloti, Boll. Zool., 3, 1932.
[17] Child C. M., Physiological dominance and physiological isolation in development and reconstitution, Roux' Arch., 117, 1929.
[18] Dragomirow N., Über die Faktoren der embryonalen Entwicklung der Linse bei Amphibien, Roux' Arch., 116, 1929.
[19] Dragomirow N., Über Entwicklung von Augenbechern aus transplantierten Stückchen des embryonalen Tapetums, Roux' Arch., 126, 1932.
[20] Dragomirow N., Über Koordination der Teilprozesse in der embryonalen Morphogenese des Augenbechers, Roux' Arch., 129, 1933a.
[21] Dragomirow N., Über frühembryonale Entwicklung des Hirns und der Sinnesorgane bei Vertebraten im Lichte von Childs Theorie der physiologischen Dominanz, Anat. Anz., 76, 1933b.
[22] Dragomirow N., Über Induktion sekundärer Retina im transplantierten Augenbecher bei Triton und Pelobates, Roux' Arch., 134, 1936.
[23] Fischer F. G., Wehmeier Else, Lehmann H., Jühling L. und Hultzsch K., Zur Kenntnis der Induktionsmittel in der Embryonalentwicklung, Vorl. Mitt. Ber. dtsch. chem. Ges., 68, 1935.
[24] Gilchrist F. G., The effect of a horizontal temperature gradient on the development of the egg of the urodele *Triturus torosus*, Physiol. Zool., 1, 1928.
[25] Glücksohn Salome, Äussere Entwicklung der Extremitäten und Stadieneinteilung der Larvenperiode von *Triton taeniatus* Leyd. und *Triton cristatus* Laur., Roux' Arch., 125, 1931.
[26] Hall E. K., Die Wirkung regionaler Verschiedenheiten im Organizationszentrum, Roux' Arch., 127, 1931.
[27] Hall E. K., Regional differences in the action of the organization centre, Roux, Arch., 135, 1937.
[28] Herbst C., Formative Reize in der tierischen Ontogenese, Leipzig, 1901.
[29] Holtfreter J., Eigenschaften und Verbreitung induzierender Stoffe, Naturwiss., 21, H. 43, 1933.
[30] Holtfreter J., Der Einfluss thermischer, mechanischer und chemischer Eingriffe auf die Induzierfähigkeit von Triton-Keimteilen, Roux' Arch., 132, 1934a.
[31] Holtfreter J., Über die Verbreitung induzierender Substanzen und ihre Leistungen im Triton-Keim, Roux' Arch., 132, 1934b.
[32] Holtfreter J., Regionale Induktion in xenoplastisch zusammengesetzten Explantaten, Roux' Arch., 134, 1936.

[33] Ichikawa M., Experiments on the origin of the amphibian auditory capsule, Proc. imp. Acad. (Tokyo), 11, 1935.
[34] Lewis W. H., On the origin and differentiation of the otic vesicle in amphibian embryos, Anat. Rec., 1, 1907.
[35] Lillie F. R., Embryonic segregation and its rôle in the life history, Roux' Arch., 118, 1929.
[36] Mangold O., Neue Experimente zur Analyse der frühen Embryonalentwicklung des Amphibienkeims, Naturwiss., 16, H. 22, 1928.
[37] Mangold O., Autonome und komplementäre Induktionen bei Amphibien, Naturwiss., 20, H. 22/24, 1932.
[38] Needham J., Waddington C. H. and Needham D. M., Physico-chemical experiments on the amphibian organizer, Proc. Roy. Soc. B., vol. 114, 1934.
[39] Sato T., Über die Determination des fetalen Augenspalts bei *Triton taeniatus*, Roux' Arch., 128, 1933.
[40] Spemann H., Über den Anteil von Implantat und Wirtskeim an der Orientierung und Beschaffenheit der induzierten Embryonalanlage, Roux' Arch., 123, 1931.
[41] Spemann H., Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung, Berlin, 1936.
[42] Umanski E., Über Induktion der Medullarplatte bei *Triton taeniatus* durch Implantation von Regenerationsblastem in die Blastula, Zool. Anz., 97, 1932.
[43] Umanski E., Über das Induktionsvermögen des Regenerationsblastems, Zool. Anz., 104, 1933.
[44] Vogt W., Entwicklungsmechanik und Gewebezüchtung, Arch. experim. Zellforsch., 15, 1934.
[45] Waddington C. H., Needham J., Nowinski W. W., Needham D. M. and Lemberg R., Activ principle of the amphibian organization centre, Nature, 134, 1934.
[46] Waddington C. H., Needham J., Nowinski W. W., Lemberg R. and Cohen A., Studies on the nature of the amphibian organization centre. IV, Further experiments on the chemistry of the evocator, Proc. Roy. Soc. London, B. vol. 120, 1936.
[47] Weiss P., The so-called organizer and the problem of organization in amphibian development, Physiol. Rev., 15, 1935. Перевод в Усп. совр. биол., т. 5, 1936.
[48] Woerdeman M. W., Embryonic «induction» by chemical substances, Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, 39, 1936.

N. DRAGOMIROW. EXPERIMENTAL INDUCTION OF RETINA IN EMBRYOS OF AMPHIBIANS

SUMMARY

1. In *Pelobates fuscus* contact of the transplanted eye anlage with the otic vesicle usually results in the formation of supplementary retina which develops out of the material of the epithelial pigment layer of the optic cup at the point of contact of both organs.

2. Reciprocal transplantation in the same species gives a negative result, though the transplanted ear-vesicle develops fairly well. The undamaged eye preserving a connection with the brain and, in general, normal relations with the derivates of the overlaying ectoderm proves to be more stable to strange influences.

3. In *Triton taeniatus* the reactivity of the eye is higher: the transplanted inductor frequently causes the formation of a second retina[1].

[1] Which this also conform the author's observations (1936) that the eye of a newt being transplanted into the ear region suffers especially strong disturbance of structure.

4. If immediately after transplantation of the ear vesicle the central part of the future retina is removed, a rapid healing occurs and the structure of the organ is re-established, even histogenesis retarding not very noticeably; only the size of the eye is somewhat reduced. Accelerating the processes of development in the regenerating retinal area, this operation inhibits the induction in the pigment layer; comparatively, induction is but rarely observed and its effect is weaker than in the previous experiment.

5. Any area of the pigment layer is capable of reacting by a change of histogenesis and of transformation into true retina. Induction in the transplanted eye may occur at the point of the cut, as well as at a considerable distance from the edge of the cut. In the uninjured optic cup the marginal zone of the outer layer, close to the pupil is especially sensitive.

6. As a rule, the induced tissue looks younger than the primary retina, but it can very clearly differentiate into layers and develop visual cells; in one case it even develops the optic nerve. In *Pelobates* sometimes, already during 7—8 days, it has time to overtake the primary retina at the stage of histogenesis. In *Triton* the induced changes progress more slowly in concordance with the general rates of development of the embryo.

7. The difference between the stages at which the eye was subjected in these experiments to the influence of the inductor (more or less formed primary optic vesicles in *Pelobates*, and in *Triton* also the stages of the formation of the double-wall cups) is not noticeably reflected on the issue of the operation.

8. The eye of the newt does not react to close contact of the transplanted olfactory pit, no matter whether the massive part of the latter or else the thin epithelium of the nasal duct adheres to the pigment layer of the optic cup. This result is in particular of interest because in many normal individuals the both anlagen are very much drawn together, and the bottom of the olfactory pit reaches the surface of the eye [1].

9. Without any reaction remains also the contact of the eye with a transplanted portion of fore-brain (white or gray matter), with the mesencephalon or medulla oblongata of the host, with the nerve ganglions (V, VII and VIII), with muscle, with cartilage, or with a outgrowth of epidermis.

10. Touch of the membraneous wall of the ear-vesicle is sufficient for induction, but the sensory spots act more energetically.

11. As it seems, sticking of the epithelial parts of the inductor and of the reacting anlage is a necessary condition of induction. Perhaps, a very thin interlayer of mesenchym out of one row of cells permits interaction between them, but if, at the moment of larvae fixation, the

[1] In *Pelobates* the distance between them is greater and after transplantation the olfactory pit is moved far away from the eye.

organs stand off somewhat from each other then the positive result is observed only in those cases where the mesenchym tissue separating them has clearly wedged itself in after induction occurred.

12. For the adjoining part of the eye the contact with the anlage of the labyrinth probably creates conditions approaching those in which the presumptive retina adjacent to the overlaying (lens-forming) ectoderm is in normal state.

In favour of this assumption argues both the fact that, until now, among the many parts of the embryo only these have manifested themselves as potential inductors of retina, as well as great resemblance of the pictures observed, on one side — in the experiments described above, and, on the other side — in the induction of the second retina by the lens-forming ectoderm in the turned over eyes (1937B). In both cases the reacting anlage is adjacent to an epithelium which separates it from the liquid medium (surrounding the embryo, resp. inclosed within the cavity of the otic vesicle). And the tissues of both those inductors show a considerable resemblance. The ear-vesicle is a derivate of the inner layer of epidermis, which gives also the lens; the receptive spots of the labyrinth in rough features resemble the lens anlage just at the stage when it is most closely bound with the young retina.

13. Induction of the retina, evidently, does not demand any narrowly specific inductor, though the acting live parts of the embryo, as it seems, introduce a certain quite definite complex of factors.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. Л. КУРСАНОВ, Н. Н. КРЮКОВА и А. С. МОРОЗОВ

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ОБРАТИМОЕ ДЕЙСТВИЕ ИНВЕРТАЗЫ В РАСТЕНИЯХ В СВЯЗИ С ИХ ХОЛОДО- И ЖАРОУСТОЙЧИВОСТЬЮ

(*Представлено академиком* А. Н. Бахом)

Современные теории, объясняющие различное отношение растений к низким и высоким температурам, основаны по преимуществу на представлениях о физических изменениях плазмы (термическая коагуляция, обезвоживание, механическое разрушение кристаллами льда и т. п.). На основании собственных исследований и некоторых литературных данных авторы статьи высказывают мнение, что отношение растений к температурным изменениям прежде всего характеризуется способностью их приспособлять свою биохимическую деятельность к новым температурным условиям. Известны случаи, когда гибель растений наступает еще задолго до физических изменений плазмы, связанных с образованием льда, термической коагуляцией коллоидов или тому подобных причин. Поэтому такая гибель может быть объяснена лишь нарушением нормальной ферментативной деятельности клеток.

В экспериментальной части статьи приводятся данные по изменению обратимого действия инвертазы в листьях некоторых растений при температурных колебаниях от — 12° до + 50°.

Результаты опытов указывают на значительные отклонения в направленности ферментативной деятельности в клетках при температурных изменениях.

Влияние температуры на скорость ферментативных процессов неоднократно подвергалось самым тщательным исследованиям, благодаря которым стали известны температурные оптимумы действия отдельных ферментов, а равно и те предельные температуры, при которых фермент еще способен проявлять свое действие.

Подавляющее число таких исследований было проведено на очищенных препаратах ферментов и лишь незначительная их часть в более сложных условиях, например, в автолитических смесях. Влияние же температуры на действие ферментов в живых клетках непосредственному изучению не подвергалось, что в значительной мере объяснялось отсутствием методов количественного определения ферментов в неразрушенных тканях. Поэтому в тех случаях, когда возникал вопрос о влиянии температуры на ход ферментативных процессов в живых клетках, приходилось совершенно произвольно переносить установленные на чистых препаратах закономерности на живой организм, хотя действительная скорость и направленность

ферментативных процессов в клетках при разных температурах мало соответствовала тем кривым, которые вычерчиваются на основании опытов с очищенными препаратами.

Между тем температурному фактору должно принадлежать исключительно большое значение в изменениях скорости и характера биохимической деятельности растений, так как температура растительного организма не является постоянной, а находится в зависимости от изменяющихся условий окружающей среды и от интенсивности транспирации. Вместе с тем можно полагать, что именно благодаря этому растения должны обладать способностью более или менее быстро приспособлять свою ферментативную деятельность к температурным изменениям. Последнее в особенности должно относиться к растениям холодо- и жароустойчивым, так как они лучше других приспособляются к крайним температурам.

Внутренняя, биохимическая сторона гибели растений от низких или высоких температур остается, в сущности, крайне мало изученной. Наиболее просто представляют себе обычно гибель растений от нагревания, связывая отмирание клеток с коагуляцией коллоидов плазмы [В. Лепешкин (4)], а при более сильном нагревании и с инактивированием ферментов. Однако такое отождествление отмирания растений при температурах порядка $+45 - +50°$ с их «свариванием в собственном соку» едва ли может считаться правильным. Значительно более вероятно, что медленная смерть растений, наступающая от перегрева, имеет под собою более глубокие биологические причины.

В пользу этого говорит, например, тот факт, что при постепенном повышении температуры (хотя бы в течение 24—48 час.) растения выносят без вреда значительно более высокое нагревание, нежели при внезапной перемене температуры. В некоторых случаях, например, при перенесении растений из прохладного помещения в теплую комнату, отмирание листьев наступает уже при 20—25° и, следовательно, отнюдь не соответствует какой-либо определенной температуре коагуляции плазмы, а является, повидимому, результатом декомпенсации физиологической деятельности организма. Из приведенного примера также следует, что при перемене температуры растения до некоторой степени могут приспособлять свой обмен веществ к новым температурным условиям, что, впрочем, совершается не внезапно, а нуждается в определенном сроке.

Значительно более разработанным в теоретическом отношении является вопрос о влиянии низких температур на растения. Существующие в настоящее время теории вымерзания растений и зимостойкости созданы главным образом исследованиями H. Müller-Turgau (8), H. Molisch (7), Н. Максимова (5), Туманова (17) и др.

Согласно этим представлениям гибель растений от низких температур происходит в результате образования в межклетниках и в клетках льда, что приводит к оттягиванию капельно-жидкой воды от протоплазмы и, кроме того, может обусловить механическое

разрушение протоплазмы растущими кристаллами льда. С другой стороны, установлено, что сахара, глюкозиды, многоатомные спирты и некоторые другие соединения, накопляющиеся в клетках к концу вегетационного периода, оказывают на протоплазму защитное от мороза действие.

Однако по вопросу зимостойкости существует и ряд очевидных неясностей, которые нередко противоречат сложившимся представлениям. Так, например, факт гибели многих растений при температурах выше 0°, на который впервые указал H. Molisch (7) и затем J. Sellschop a. S. Salmon (14), противоречит как физическим, так и механическим теориям гибели растений от мороза, в которых отмирание клеток связывается с образованием ледяных кристаллов. Останавливаясь на этом факте, И. Туманов (17) указывает, что у растений, погибающих уже при +5 — +0.5°, «в клетках происходит нарушение нормального обмена веществ с накоплением вредных соединений...» (стр. 13). Это положение, хотя и сформулированное в крайне общей форме, заставляет нас вспомнить, что помимо конечного результата воздействия низких температур — образования кристаллов льда, влияние охлаждения еще ранее должно сказываться и на характере биохимических превращений в клетках. К такому представлению склоняется и H. Molisch (7), экспериментально показавший на различных растениях (около 30 видов) смертельное влияние температур 1—5° выше нуля.

Нам кажется поэтому, что нет никаких оснований противопоставлять растения, погибающие при температуре выше нуля, растениям, выдерживающим более сильное охлаждение. Можно полагать, что всем растениям вообще свойственна известная декомпенсация биохимических процессов при охлаждении, причем у отдельных видов растений эта декомпенсация происходит в такой сильной степени и так трудно восстанавливается, что они уже через несколько часов погибают от нарушения обмена веществ, еще не будучи охлаждены до температуры образования льда, например, *Episcia bicolor* в опытах H. Molisch'a (7).

Таким образом к ныне существующим физическим и механическим теориям вымерзания следует присоединить и биохимическую теорию гибели растений от низких температур.

В чем состоит внутреннее биохимическое приспособление растений к температурным изменениям, сказать без специальных опытов нельзя. Можно лишь предположить, что оно заключается в приспособлении ферментативного аппарата растений к низким и высоким температурам и, в частности, к смещению обратимых процессов в клетках в сторону гидролиза или синтеза.

Ввиду того, что в недавнее время одним из нас был разработан метод, позволяющий количественно определять гидролизующую и синтезирующую активность инвертазы в живых растительных клетках (1), мы решили воспользоваться этим методом для изучения

на примере нескольких видов растений обратимого действия инвертазы при различных температурных условиях. Этим путем мы намеревались, с одной стороны, ознакомиться с характером и степенью температурного воздействия на превращения сахароза $\rightleftarrows$ моносахариды в различных растениях, с другой же — наметить пути к разъяснению причин гибели растений от высоких и низких температур и приспособляемости их химической деятельности к температурным изменениям.

Методика

В качестве объектов для исследования послужили: 1) листья белого цикламена (*Cyclamen persicum*); 2) листья грушанки (*Pirola rotundifolia*), взятые из леса в ноябре, незадолго до выпадения снега; 3) листья плюща (*Hedera Helix*) из оранжереи; 4) 20—25-дневные всходы ржи (сорт «Вятка»), выращенные в теплице; 5) рожь того же сорта, выкопанная зимой из-под снега; 6) пшеница № 2411, также взятая из-под снега; 7) листья земляники (*Fragaria vesca*), выкопанные из-под снега, и некоторые другие.

У всех этих растений исследовалась синтезирующая и гидролизующая активность инвертазы в температурных пределах от $-10°$ и даже $-12°$ и до $+50°$. Обычный температурный интервал составлял 10°. В тех же температурных зонах, где требовалось более детальное изучение, интервалы уменьшались до 5°.

В зависимости от осмотического давления в клетках листья инфильтрировались для определения гидролиза 0.1; 0.2 или 0.3 М растворами сахарозы, а для определения синтеза 0.2; 0.3 или 0.4 М растворами инвертного сахара (составленного из равных количеств чистой глюкозы и фруктозы). После введения сахаров листья споласкивались водой и, нанизанные на нитки, подвешивались в вентиляционной трубе при $+18 - +20°$ для испарения из межклетников воды.

Вслед за этим образцы переносились в соответствующие термостаты или холодильники; однако ввиду того, что различие температур сильно влияло на интенсивность дыхания листьев, прямое измерение гидролитической активности инвертазы по количеству образовавшегося инверта могло бы быть неточным без учета потерь на дыхание. Поэтому образцы на тех же нитках или посредством марли подвешивались в широкогорлых конических колбах, выдержанных предварительно при температуре опыта.

На дне этих приемников находилось по 30 мл N/10 $Ba(OH)_2$, служившего для поглощения CO_2. Плотно закрытые резиновыми пробками колбы с образцами оставлялись в темноте при соответствующих температурах на 2—4 часа (в зависимости от скорости синтеза и гидролиза). За это время барит в колбах 4—5 раз слегка перебалтывался для более полного улавливания CO_2. По истечении этих сроков образцы быстро вытягивались наружу и, убитые горя-

чим водяным паром, обычным путем подготовлялись к анализу моносахаридов и сахарозы (5).

Барит в колбах оттитровывался в присутствии фенолфталеина раствором щавелевой кислоты, каждый миллилитр которой соответствовал 0.5 мг CO_2. Результаты титрований вычитались из показаний контрольной порции барита, остававшейся все время опыта в такой же колбе, но без листьев. Для удобства найденные величины дыхания (в мг CO_2) выражались в мг инверта в 1 час на 1 г сухого вещества листьев и в таком виде служили в качестве поправки к найденным величинам гидролиза.

Ввиду того, что с начала инфильтрации и до помещения листьев в различные температурные условия все образцы находились в течение 40—60 мин. при одинаковой температуре, причем в это время происходили превращения введенных сахаров, два образца, инфильтрированные один инвертом, а другой сахарозой, подготовлялись к анализу сразу после окончания просушивания в вентиляционной трубе. Эти образцы служили контролем для всех остальных и исключали, таким образом, ту часть процесса, которая успевала пройти во время подготовительного периода.

Как обычно, величина синтезирующего и гидролизующего действия инвертазы выражалась в мг инвертного сахара, превращенного в 1 час на 1 г сухого вещества листьев.

Экспериментальная часть

Наиболее детально было прослежено влияние температуры на обратимое действие инвертазы в листьях белого цикламена (*Cyclamen persicum*). С этим объектом по синтезу и по гидролизу со всеми температурами было поставлено по 6 повторных опытов. Так как результаты всех параллельных определений отражали сходную зависимость активности инвертазы от температуры и, кроме того, весьма близко совпадали между собой по абсолютным величинам (среднее расхождение 0.5 — 0.6 мг инверта в 1 час на 1 г сухого вещества), мы ограничиваемся здесь приведением средних результатов из всех 6 определений (табл. 1).

Из приводимых цифр видно, что в оледеневших листьях, при —5° практически не происходит ни синтеза, ни гидролиза сахарозы.

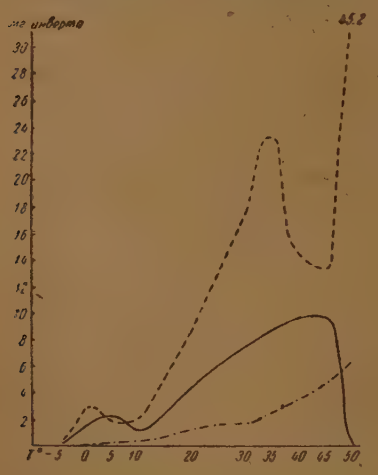
При постепенном повышении температуры гидролизующее действие инвертазы сперва возрастает (при 0°), затем временно понижается (при +5° — +10°), после чего начинает вновь нарастать (до +35°). При еще более высоких температурах (+40° и +45°) гидролиз сперва резко падает, а затем по достижении температуры отмирания клеток (+50°) вновь резко возрастает. Эта сложная картина отнюдь не является случайной, так как повторяется решительно во всех опытах.

Таблица 1

Влияние температуры на обратимое действие инвертазы в листьях цикламена (*Cyclamen persicum*)

Температура опыта (в градусах)	Дыхание в мг инверта на 1 г сухого вещества в 1 час	Гидролиз в мг инверта в 1 час на 1 г сухого вещества		Синтез в мг инверта в 1 час на 1 г сухого вещества	Синтез / Гидролиз	Примечание
		без поправки а дыхание	с поправкой на дыхание			
— 5	—	0.0	0.0	0.2	—	Листья оледенели
0	0.1	2.9	3.0	1.4	0.47	
5	0.2	1.6	1.8	2.2	1.22	
10	0.4	1.6	2.0	1.2	0.60	
20	1.5	7.2	8.7	4.5	0.51	
30	1.8	15.6	17.4	6.6	0.38	
40	3.5	11.2	14.7	9.6	0.37	
45	4.5	8.7	13.2	9.8	0.74	
50	6.1	39.1	45.2	0.0	0.0	Листья погибли

Несколько проще изменения синтезирующего действия инвертазы в зависимости от температуры. Однако и здесь, после оживления синтеза при 0° и +5°, наступает временная депрессия (+ 10°), после которой синтезирующее действие инвертазы постепенно возрастает до +45°. По достижении смертельной температуры (+ 50°) синтез полностью прекращается.



Фиг. 1. Влияние температуры на обратимое действие инвертазы в листьях цикламена (*Cyclamen persicum*). — — — — — — гидролиз (с поправкой на дыхание); ———— синтез; —·—·—·— дыхание; (в мг инвертного сахара на 1 г сухого вещества в 1 час)

Более отчетливо вся эта зависимость выступает на фиг. 1, составленной на основании табл. 1. На графике дано изображение синтезирующего и гидролизующего действия инвертазы (последнее с поправкой на дыхание). Кроме того, вычерчена кривая интенсивности дыхания в зависимости от температуры.

При рассмотрении этих данных прежде всего следует обратить внимание на то, что действие инвертазы в живых клетках цикламена в зависимости от температуры протекает иначе, чем это можно было ожидать на основании изучения действия очищенных препаратов этого фермента в искусственных смесях, а именно, в то время как, согласно многочисленным исследованиям, температурная кривая очищенной инвертазы имеет одновершинную форму с опти-

мальным действием около +50°, действие этого фермента в живых клетках имеет две и даже три оптимальные температуры, лежащие для гидролиза при +5°, +35° и +50°, а для синтеза при 0° и при +45°.

Тем не менее, разбирая подробнее изображенные на фиг. 1 кривые, можно обнаружить в интервале между +5° и +35° довольно правильную зависимость между повышением температуры и гидролизующей активностью фермента в клетках.

В этих температурных пределах инвертаза ведет себя примерно так же, как и в автолитических смесях или в чистых растворах, хотя и обнаруживает несколько иные температурные коэффициенты (Q_{10}), чем это установлено для очищенных препаратов инвертазы. Так, по C. Oppenheimer'y ([10]), Q_{10} для дрожжевой инвертазы в интервале между 10° и 20° равен 2.0; между 20° и 30° равен 1.7, а между 30° и 40° равен 1.6. В листьях же цикламена Q_{10} инвертазы равен в пределах от 10° до 20° 4.3, от 20° до 30° 2.0 и от 30° до 35° 1.3 (последний при пересчете на интервал в 10°).

Таким образом, хотя абсолютные величины Q_{10} в живых клетках и отличаются от температурных коэффициентов очищенных препаратов инвертазы, они обнаруживают то же стремление к уменьшению по мере повышения температуры, которое свойственно не только инвертазе, но и большинству других гидролитических ферментов [Д. Холден ([19])]. Это явление объясняется, как известно, постепенно возрастающим инактивированием ферментов, причем такого рода инактивирование, а вместе с тем и падение величины Q_{10} может быть довольно различным, в зависимости от продолжительности опыта и от условий окружающей среды.

Поэтому буквальное сравнение величины температурных коэффициентов инвертазного действия в живых клетках с теми, которые получаются для очищенных препаратов, являлось бы довольно рискованным.

В настоящей работе величина Q_{10} в различных температурных интервалах использована лишь для того, чтобы судить о степени инактивирования инвертазы в условиях живой клетки (по понижению Q_{10}), а также, чтобы иметь возможность констатировать дополнительные выходы инвертазы, если таковые будут иметь место, при изменениях температурного режима.

Довольно неожиданным, но в то же время весьма постоянным, является «холодный максимум» гидролизующего действия инвертазы, который лежит у цикламена при 0°. Эта «аномалия» гидролизующего действия инвертазы в листьях цикламена может быть объяснена понижением вязкости плазмы, что, согласно указаниям Д. Рубинштейна ([13]), обычно наблюдается в клетках за 5—10° до начала образования в них ледяных кристаллов.

Другая особенность гидролизующего действия инвертазы в листьях цикламена проявляется при переходе от +35° в зону более высоких температур. При этом, вместо дальнейшего возрастания скорости

ферментативного процесса, наблюдается резкое снижение, достигающее наибольшей величины при +45°, т. е. у высшего предела жароустойчивости листьев цикламена. Дальнейшее нагревание до +50° приводит уже через 40—60 мин. к отмиранию клеток и вместе с тем характеризуется стремительным подъемом гидролизующей активности инвертазы, что относится уже, повидимому, к разряду необратимых автолитических процессов в разрушенной ткани.

Депрессия гидролизующего действия инвертазы в пределах 40—45° повторяется во всех опытах с большим постоянством и является потому столь же характерной, как и «холодный максимум». Ее причины мы объясняем коагуляцией наиболее термолабильных коллоидов плазмы и адсорбцией на образовавшихся коагулятах растворенной части фермента. В пользу этого говорят, с одной стороны, опыты Н. Хлебниковой ([18]), показавшей, что при +45° в листьях арбуза часть воднорастворимых коллоидов испытывает обратимую коагуляцию, с другой — исследования А. Опарина ([9]) и его сотрудников, которые показали, что гидролизующее действие осуществляется лишь ферментами, находящимися в растворенном состоянии, адсорбция же ферментов на белковых или каких-либо других осадках приводит к потере ими гидролитической активности. Более сильное нагревание листьев цикламена (до +50°) сопровождается окончательным разрушением структурных и осмотических свойств, клеточных коллоидов, в результате чего клеточный сок и бывшая ранее коллоидально связанная вода выступают из клеток в межклетники. При этом адсорбированная ранее инвертаза переходит, повидимому, снова в раствор, вследствие чего гидролиз усиливается.

Если рассчитать температурный коэффициент для инвертазы в пределах между +35° и +50°, не принимая в расчет временной депрессии при +40° и +45°, то средняя величина Q_{10} составит 1.27, что весьма близко совпадает с температурными коэффициентами, установленными для более низких температурных интервалов (для +30° — +35° Q_{10} равен 1.3). Из этого можно сделать вывод, что при отмирании клеток под влиянием повышенной температуры гидролитический процесс производится примерно тем же количеством фермента, что и в живых клетках, несмотря на то, что в убитой ткани синтезирующая часть инвертазы прекращает свое действие.

Переходя к рассмотрению синтезирующего действия инвертазы в листьях цикламена, можно прежде всего указать, что в пределах от +10° до +45° скорость синтеза неуклонно возрастает.

Обращает на себя также внимание тот факт, что возрастание синтеза идет в первое время почти пропорционально усилению дыхания и начинает несколько отставать лишь при более высоких температурах. Так, отношение $\frac{\text{синтез}}{\text{дыхание}}$ при температуре +10° равно 3.0, при +20° 3.0, при +30° 3.6, при +35° 3.5, при +40° 2.7, а при +45° 2.2.

Такую устойчивость отношения нельзя, однако, использовать как доказательство того, что скорость синтеза сахарозы ограничивается интенсивностью дыхательного процесса как источника энергии, так как соотношения между скоростью синтеза сахарозы и интенсивностью дыхания резко нарушаются как при более высоких температурах (+50°), так равно и при охлаждении до +5—0°, когда, несмотря на ослабление дыхания, синтез вновь возрастает, причем отношение $\frac{\text{синтез}}{\text{дыхание}}$ достигает 11 и 14.

Более вероятно поэтому, что сохранение в известных температурных пределах отношения между синтезом и дыханием объясняется близкими температурными коэффициентами обоих этих процессов, в результате чего изменения оказываются пропорциональными.

Нагревание растений до +50° сопровождается, по крайней мере в первое время, дальнейшим усилением дыхания. Несмотря на это, синтетический процесс при +50° резко обрывается.

В пределах низких температур синтезирующее действие инвертазы снова испытывает оживление, подобное тому, которое было отмечено для гидролизующего действия. Различие заключается лишь в том, что вершина «холодного максимума» для синтеза лежит у цикламена при +5°, т. е. сдвинута по сравнению с гидролизом на 5° в сторону высоких температур. Тем не менее весьма вероятно, что оба эти максимума вызваны общими причинами, ближайшее изучение которых должно послужить темой для специального исследования.

Ввиду того, что температурные изменения синтезирующего и гидролизующего действия инвертазы довольно различны, отношение между синтезом и гидролизом при разных температурах также не остается постоянным. Между тем, как уже ранее указывалось одним из нас [А. Курсанов ([1], [3])], направленность биохимических процессов в клетках характеризуется не столько абсолютным содержанием ферментов, сколько относительной скоростью их действия в том и другом направлении. Работами Б. Рубина ([11], [12]) и Н. Сисакяна ([15], [16]) это положение было затем подтверждено и приложено к изучению физиологического состояния растений.

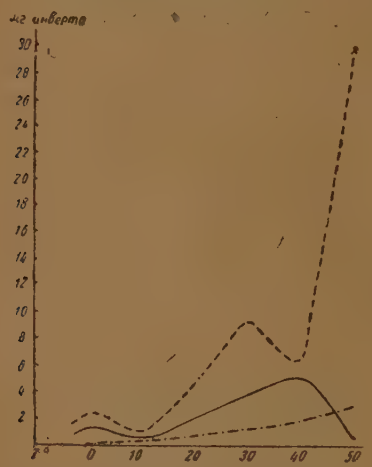
Из приведенных в табл. 1 отношений $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ видно, что в интервале между 10° и 35° этот коэффициент постепенно уменьшается в сторону высоких температур, что, на основании данных Б. Рубина (l. c.) и Н. Сисакяна ([15]), должно соответствовать более быстрому прохождению растением его цикла развития. Повидимому, указанный признак может быть применен и к температурному воздействию, поскольку повышение температуры значительно ускоряет развитие и созревание растений.

При переходе от 35° к более высоким температурам снова наблюдается возрастание отношения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$, что должно приводить к превращению части моносахаридов в клетках в сахарозу. Весьма

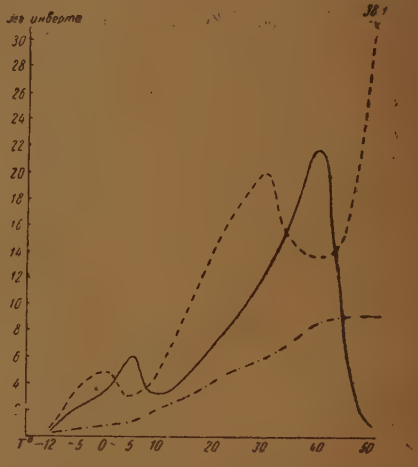
вероятно, что в этом изменении, вызванном временным ослаблением гидролиза, заключается защитное приспособление, которое предохраняет плазму от чрезмерного возрастания осмотического действия клеточного раствора при нагревании.

Переход от $+10°$ к низким температурам также сопровождается изменением отношения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$. При этом, вследствие несовпадения «холодных максимумов» синтеза и гидролиза, при $+5°$ синтез получает резкое преобладание над гидролизом, в то время как при $0°$ картина оказывается обратной.

Преимущественное развитие гидролитической деятельности в клетках при температуре, близкой к замерзанию, должно приводить к повышению в них количества осмотически деятельных продуктов и, в частности, сахаров. Поэтому и здесь мы встречаемся, видимо,



Фиг. 2. Влияние температуры на синтезирующее и гидролизующее действие инвертазы в листьях плюща (*Hedera Helix*). — — — — гидролиз (с поправкой на дыхание); ——— синтез; —·—·—·— дыхание (в мг инвертного сахара в 1 час на 1 г сухого веса)



Фиг. 3. Влияние температуры на синтезирующее и гидролизующее действие инвертазы в 25-дневных проростках озимой ржи «Вятка». — — — — гидролиз (с поправкой на дыхание); ——— синтез; —·—·—·— дыхание (в мг инвертного сахара в 1 час на 1 г сухого вещества)

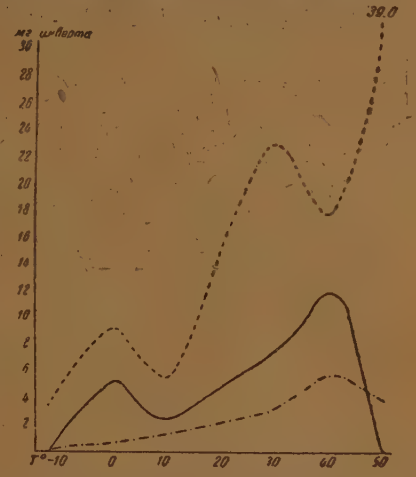
с физиологическим приспособлением, повышающим холодоустойчивость растений.

Наконец, следует еще отметить, что ввиду довольно значительных изменений отношения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ при разных температурах необходимо точно учитывать температурные условия при всякого рода опытах над обратимым действием инвертазы в живых клетках.

То, что было подробно изучено на листьях белого цикламена, подвергалось затем проверке на ряде других растений. Прежде всего были взяты растения, которые в отношении температурных

условий своего произрастания напоминали уже исследованный цикламен. Сюда относятся листья плюща (*Hedera Helix*) и 25-дневные проростки ржи сорта «Вятка», выращенные в ящиках с землей при комнатной температуре. Результаты проделанных опытов представлены на фиг. 2 (для плюща) и фиг. 3 (для ржи). Каждая из диаграмм вычерчена на основании двух повторностей, которые близко совпадали между собой.

Из диаграмм видно, что основные положения, установленные для листьев цикламена, повторяются и у этих растений. Синтез у них достигает максимума при $+40°$ ($+45°$ не исследовались), а гидролиз в этот период обнаруживает депрессию, как и у цикламена. Достаточно ясно выступает также «холодный максимум», лежащий при $0°$ (температуры $+5°$ и $-5°$ не испытывались). Можно поэтому полагать, что те соображения, которые были высказаны по отношению к обратимому действию инвертазы в листьях цикламена, относятся и к этим двум растениям.



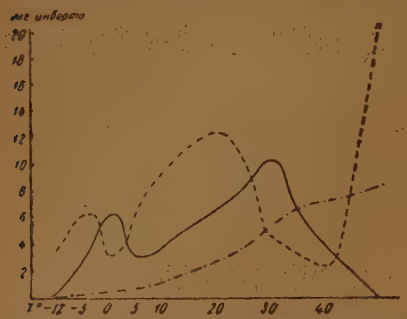
Фиг. 4. Влияние температуры на обратимое действие инвертазы в листьях грушанки (*Pirola rotundifolia*). — — — гидролиз (с поправкой на дыхание); ———— синтез; — · — · — · — дыхание (в мг инвертного сахара на 1 г сухого вещества в 1 час)

Сходные результаты были получены также с листьями грушанки (*Pirola rotundifolia*), собранными в ноябре до наступления морозов в лесу (фиг. 4).

Основное различие этого растения проявляется лишь в том, что «холодный максимум» выражен у него сильнее, чем у предыдущих растений, и, кроме того, что гидролитическая активность в листьях сохраняется еще при $-12°$, когда ткани уже заметно оледеневают. Весьма вероятно, что такая повышенная активность инвертазы при низких температурах связана у зимующих листьев грушанки с приобретенной ими закалкой на зиму.

Для более детального изучения обратимого действия инвертазы у растений, приобретших зимнюю закалку в январе и феврале, из-под снега были выкопаны растения ржи (сорт «Вятка») и пшеницы № 2411; первые с поля колхоза «Красная горка» Московской области, а вторые с опытного поля Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева в Москве. Кроме того, из-под снега были взяты листья клубники (*Fragaria vesca*). С этими растениями были проделаны те же опыты, что и с предыдущими. На основании 2—3-кратной повторности для каждого вида растения вычерчены кривые на фиг. 5 (для ржи), фиг. 6 (для пшеницы) и фиг. 7 (для клубники).

Прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что у растений, взятых из-под снега, наивысшее синтезирующее действие инвертазы достигается при +30°, т. е. на 10° раньше, чем у растений, выращенных в тепле. То же наблюдается и в отношении гидролиза, «теплый максимум» которого у всех трех растений лежит при 20°, т. е. сдвинут, по сравнению с предыдущими растениями, на 10° в сторону низких температур.



Фиг. 5. Влияние температуры на обратимое действие инвертазы в листьях зимующей ржи «Вятка». — — — — гидролиз (с поправкой на дыхание); ——— синтез; —·—·— дыхание (в мг инвертного сахара на 1 г сухого вещества в 1 час)

Как результат этого абсолютные величины синтеза и гидролиза, достигаемые в теплом температурном интервале зимующими растениями, ниже, чем у растений, взятых из тепла.

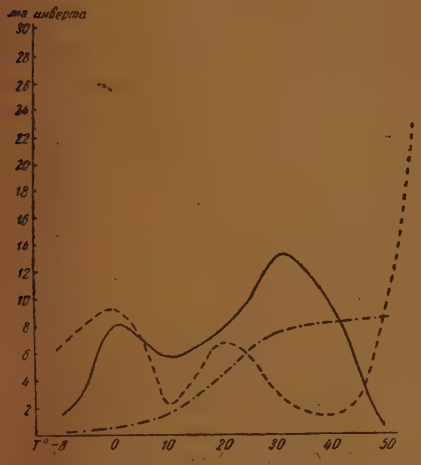
Весьма вероятно, что резкое нарушение направленности ферментативного действия, которое может наступить у зимующих растений в результате ослабления гидролиза уже при +20 —+30°, является одной из причин, делающих эти растения особенно чувствительными к быстрому повышению температуры.

Другой существенной особенностью действия инвертазы в клетках зимующих растений является весьма резко выраженный «холодный максимум», который, например, для гидролиза у пшеницы (фиг. 6) и у клубники (фиг. 7) заметно превосходит второй максимум, лежащий в более высоких температурах. У зимующей ржи в наших опытах этот подъем был выражен несколько слабее, но и здесь он превосходит «холодный максимум», который наблюдается у растений, выращенных в тепле. Довольно близка в этом отношении к зимующим растениям грушанка (*Pirola rotundifolia*), взятая для опытов из грунта незадолго до выпадения снега.

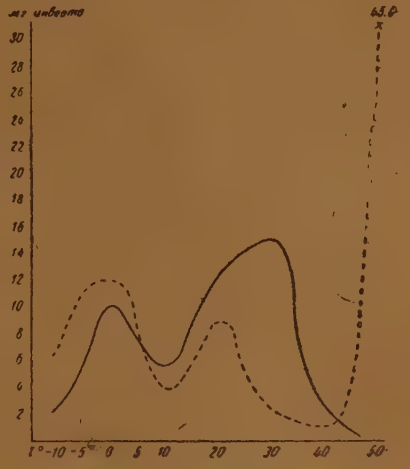
Оптимум ферментативного действия при низких температурах сдвинут у зимующих растений, как и «теплый максимум», несколько в сторону низких температур, что, повидимому, связано у них с более низкой температурой образования льда.

У всех зимующих растений активность инвертазы проявляется еще при —10° и даже —12°. При этом особенное преобладание получает гидролитический процесс, что хорошо согласуется со способностью зимующих растений накоплять при наступлении холода защитные сахара. Таким образом имеются основания считать, что «холодный максимум», который довольно слабо проявляется у неустойчивого к холоду цикламена и достигает значительной величины у растений, приобретших зимнюю закалку, является одним из внутренних факторов, определяющих холодостойкость растений.

Установленные в настоящей работе закономерности изменения активности инвертазы в живых клетках в зависимости от температуры открывают возможность для более детального изучения внутренних причин гибели растений от низких и высоких температур,



Фиг. 6. Влияние температуры на обратимое действие инвертазы в листьях зимующей пшеницы № 2411.— — — — — гидролиз (с поправкой на дыхание); ———— синтез;—·—·—·— дыхание (в мг инвертного сахара на 1 г сухого вещества в 1 час)



Фиг. 7. Влияние температуры на обратимое действие инвертазы в листьях зимующей клубники (*Fragaria vesca*). — — — — — гидролиз; ———— синтез

а равно способности их приобретать холодо- и жароустойчивость. Эти вопросы намечены нами для детального изучения в ближайший зимний период. Однако уже сейчас можно утверждать, что внезапные и сильные отклонения температур различно влияют на скорость гидролитических и синтетических процессов в клетках, вследствие чего направленность ферментативных процессов в растениях может испытывать резкие нарушения.

Мы считаем поэтому, что угнетение и смерть растений, наступающие под влиянием разнообразных температурных воздействий, являются прежде всего результатом нарушения нормального обмена веществ в клетках и лишь в крайних температурных пределах усугубляются непосредственным разрушением плазмы или в результате ее термической коагуляции, или благодаря образованию льда.

Закаливание растений или приспособление их к новым температурным условиям заключается с этой точки зрения в приспособлении внутренней биохимической деятельности клеток к новому температурному режиму; при этом одни растения отличаются большей способностью к приведению своего ферментативного аппарата в соответствие с новыми температурными условиями и являются поэтому холодо- или жароустойчивыми, другие — с трудом и крайне медленно

восстанавливают утраченное ферментативное равновесие, вследствие чего могут погибнуть при температурах, лежащих еще далеко от точки замерзания тканей или от температур, вызывающих коагуляцию протоплазмы.

Выводы

Методом вакуум-инфильтрации (5) в листьях различных растений изучалось обратимое действие инвертазы при температурах от —12° до +50°. Основным объектом исследования служили листья цикламена (*Cyclamen persicum*). Кроме того, были поставлены опыты с листьями плюща (*Hedera Helix*), *Pirola rotundifolia* и 25-дневными проростками ржи, а равно с растениями, взятыми из-под снега: листьями зимующей ржи, пшеницы и клубники (*Fragaria vesca*). Полученные результаты, представленные в табл. 1 и фиг. 1—7, обнаруживают следующие закономерности:

1. Гидролизующее действие инвертазы в листьях различных растений имеет три температурных максимума. У растений, выращенных в тепле (*Cyclamen persicum*, *Hedera Helix*, рожь и отчасти *Pirola rotundifolia*): 1) при 0°, 2) при +35° и 3) при +50° (см. табл. 1 и фиг. 1, 2, 3 и 4). У растений, взятых из-под снега [озимая рожь, озимая пшеница и клубника (*Fragaria vesca*)], эти максимумы сдвинуты в сторону низких температур и лежат: 1) при —5°, 2) при +20° и 3) при +50° (фиг. 5, 6 и 7). Первый, «холодный максимум» значительно сильнее проявляется у холодостойких растений, второй, средний максимум, напротив, сильнее выражен у растений, выращенных в тепле.

2. Синтезирующее действие инвертазы в листьях обнаруживает два температурных максимума, из которых один лежит при 0°—+5°, а другой при +40°—+45° (для растений, взятых из тепла) и при +30° (для растений зимующих). Так же, как и гидролиз, синтез у холодостойких растений проявляется при низких температурах сильнее, чем у растений, обитающих в тепле.

3. Ввиду различной зависимости от температуры синтезирующего и гидролизующего действия инвертазы отношение $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$, которое характеризует направленность процессов в клетках, испытывает при разных температурах резкие изменения. Основные из них, которым, видимо, принадлежит также физиологическое значение, заключаются: 1) в преобладании гидролиза над синтезом при низких температурах, что особенно ярко выражено у холодостойких растений (см. фиг. 4, 5, 6 и 7); 2) в преобладании или по крайней мере в относительном увеличении синтеза в пределах второго, теплого максимума. Первое из этих смещений должно приводить к накоплению при похолодании защитных сахаров; второе же должно повлечь за собой ослабление осмотического давления в клетках при их перегревании.

4. Высказывается предположение, что «холодный максимум» связан с уменьшением вязкости плазмы при температурах, близких к началу образования льда. Депрессия гидролиза в температурном интервале 40—45° и 35—45° (у зимующих растений) объясняется началом коагуляции наиболее термолабильных коллоидов, адсорбирующих на себе часть гидролитически действующей инвертазы. Дальнейшее изучение холодо- и жароустойчивости растений в связи с обнаруженными закономерностями ферментативного действия продолжается.

Институт биохимии.
Академия Наук СССР.

Поступило
27. VI. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Курсанов А., Биохимия, т. I, вып. 3, стр. 269, 1936.
[2] Курсанов А., Биохимия, т. I, вып. 4, стр. 411, 1936.
[3] Курсанов А., Изв. Ак. Н. СССР, вып. 4 (отд. биологич.), 1936.
[4] Лепешкин В., Berichte d. Deutsch. Bot. Ges., S. 78, 1913.
[5] Максимов Н., О вымерзании и холодостойкости растений, XXV вып. Известий Лесного института, С.-Петербург, 1913.
[6] Максимов Н., Тр. прикл. ботан., генет. и селекц., т. 22, вып. 1, стр. 3, 1929.
[7] Molisch H., Untersuchungen über das Erfrieren d. Pflanzen, S. 73, G. Fischer, Iena, 1897.
[8] Müller-Turgau H., Landw. Jahrbücher, B. 9, S. 133, 1880; там же, B. 15, S. 453, 1886.
[9] Опарин А., Ergebnisse d. Ensymforschung, S. 57, 1934.
[10] Oppenheimer C. u. Kuhn K., Die Fermente u. ihre Wirkungen, I, 1925.
[11] Рубин Б., Биохимия, т. I, вып. 4, стр. 467, 1936.
[12] Рубин Б. и Лутикова О., Биохимия, т. II, вып. 2, стр. 423, 1937.
[13] Рубинштейн, Физико-химические основы биологии, стр. 357, Биомедгиз, 1932.
[14] Sellschop I. u. Salmon S., J. of Agric. Res., vol. 37; № 6, p. 315, 1928.
[15] Сисакян Н., Биохимия, т. I, вып. 3, 1936.
[16] Сисакян Н., Биохимия, т. II, вып. 2, стр. 273, 1937.
[17] Туманов И., Зимостойкость растений, Сельхозгиз, Москва, 1931.
[18] Хлебникова Н., Изв. Академии Наук СССР, № 8, стр. 1127, 1932.
[19] Холден Д., Энзимы, стр. 89—91, Госхимтехиздат, 1934.

A. KURSANOV, N. KRJUKOVA and A. MOROZOV. INFLUENCE OF TEMPERATURE UPON THE REVERSIBLE ACTION OF THE INVERTASE IN PLANTS IN CONNECTION WITH THEIR RESISTANCE TO COLD AND HEAT

SUMMARY

By means of the method of vacuuminfiltration (1) the reversible action of the invertase was studied in the leaves of different plants at a temperature of — 12° C — + 50° C. The leaves of the cyclamen (*Cyclamen persicum*) served as principal object of investigation. Besides, experiments were made with the leaves of the ivy (*Hedera Helix*), of *Pirola rotundifolia* and with 25 days old shoots of rye as well as with plants taken from under the snow: leaves of winter rye, of wheat and of garden

strawberries (*Fragaria vesca*). The results obtained shown on table 1 and fig. 1—7 present the following regularities.

1. The hydrolysing action of the invertase in the leaves of different plants has three maxima of temperature. With plants grown in warm conditions (*Cyclamen persicum*, *Hedera Helix*, rye and partly *Pirola rotundifolia*) 1) at 0°; 2) at +35° and 3) at +50° C (see table 1 and fig. 1, 2, 3, 4). With plants taken from under the snow [winter rye, winter wheat and garden strawberries (*Fragaria vesca*)] these maxima are removed to low temperatures and are 1) at −5° C; 2) at +20° and 3) at +50° C (fig. 5, 6 and 7). The first «cold maximum» manifests itself considerably stronger in cold resistant plants; the second middle maximum is on the contrary more strongly expressed in plants grown in warm conditions.

2. The synthetic action of the invertase in leaves presents two maxima of temperature, one lying at 0° — + 5° C and the other at + 40° — + 45° C (in plants taken from warm conditions) and at +30° C (in wintering plants). As well as with the hydrolysis, the synthesis in cold resistant plants is more strongly manifested than in plants brought up in warm conditions.

3. Because of a different dependence on temperature of the synthetic and hydrolysing action of the invertase, the proportion $\frac{\text{synthesis}}{\text{hydrolysis}}$ which characterizes the direction of the processes in the cells, suffers sharp alterations at different temperatures. The most important of them, which have, evidently also a physiological significance are: 1) a predominance of the hydrolysis over the synthesis at low temperatures this is especially strikingly expressed in cold-resistant plants (see fig. 4, 5, 6 and 7); 2) a predominance, or at least a comparative increase of the synthesis within the limits of the second warm maximum. The first of the displacements must lead to an accumulation of sugars when cooling occurs; the second must occasion a weakening of the osmotic pressure in the cells when they are overheated.

4. It is supposed that the «cold maximum» is connected with a decrease of viscosity of the plasm at temperatures approaching the beginning of ice-formation. The depression of hydrolysis in the interval of temperatures 40—45° and 35—45° (in winter plants) can be explained by a beginning of coagulation of the most thermolabile colloids, which adsorb the part of invertase acting hydrolytically. A further study of cold- and heatresistant plants in connection with the discovery of regularities in the fermentative action goes on.

Institute of Biochemistry
of the Academy of Sciences
of USSR.
Moscow.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Ю. Я. КЕРКИС

О ВОЗМОЖНОСТИ СЕНСИБИЛИЗАЦИИ ГЕНОВ

(*Представлено академиком УАН* А. А. Сапегиным)

Статья представляет собой экспериментальное исследование вопроса о возможности путем облучения половых клеток на ранних стадиях развития организма сделать наследственное вещество последних более чувствительным к последующим облучениям во взрослом состоянии. Автор доказывает, что этого явления не наблюдается, и приходит к выводу, что мутационный эффект Х-лучей происходит в один прием, в момент воздействия на половую клетку.

Общепринятая в настоящее время точка зрения на гены как на материальные частицы, расположенные в хромосомах в линейном порядке, явилась естественным выводом из многочисленных цитогенетических данных о наследственном поведении признаков при скрещивании. Равным образом представление генетиков о механизме мутирования гена как микрохимическом случае, происходящем в среде, непосредственно окружающей данный ген, является непосредственным выводом из обширных экспериментов по вызыванию мутаций действием рентгеновских лучей. Эти идеи наиболее подробно, с учетом всех наличных экспериментальных фактов, развиты в работах Тимофеева-Рессовского, Циммера и Дельбрюка (1935), причем одним из основных явлений, на котором базируется высказанный только что взгляд на природу мутаций, является прямая пропорциональность числа возникающих мутаций дозе Х-лучей, т. е. степени ионизации.

Экспериментально показано, что различия в жесткости применяемых лучей и во времени, в течение которого дана данная доза, оказывают влияние лишь постольку, поскольку от этого может измениться суммарная степень ионизации среды, непосредственно окружающей гены. Точные измерения, произведенные целым рядом авторов (Efroimson, 1931; Hanson and Heys, 1929; Hanson, Heys and Stanson, 1931; Pickhan, 1935; Schechtman, 1930; Timofeeff-Ressovsky, 1931, 1934a, b, c), показали, что это в равной мере относится как к рентгеновским, так и к радиевым лучам. Особенно демонстративны в этом отношении опыты Паттерсона (Patterson, 1931), Хэнсона

и Хейс (Hanson and Heys, 1932), Тимофеева-Рессовского (1934) и Тимофеева-Рессовского и Циммера (Timofeeff-Ressovsky und Zimmer, 1931), в которых одна и та же доза Х-лучей давалась концентрированно в течение небольшого промежутка времени и растягивалась на значительный срок, даваясь небольшими порциями, отделенными иногда значительными промежутками времени.

С точки зрения, объясняющей мутационный эффект рентгеновских лучей «обстрелом генов электронами», подобное отсутствие влияния фактора времени представляется понятным. Предполагается, что рентгеновские лучи вызывают мутации в момент своего действия на хромосому (Muller, 1930; Timofeeff-Ressovsky, 1931a; Grüneberg, 1931), причем эффект этот является необратимым в том смысле, что вызванные в хромосоме изменения не исчезают, а сохраняются в ней. Понятие «порога раздражимости» для генетического действия Х-лучей не применимо, так как в этом случае этот порог, повидимому, отсутствует. Поэтому общее число мутаций, возникающих при повторных рентгенизациях, пропорционально общей дозе, т. е. суммарной степени ионизации.

Вся сумма фактов, которыми мы в настоящее время располагаем, такова, что толковать их иначе при современном состоянии знаний не представляется возможным. В этом отношении действие радиации на мутационный процесс, очевидно, принципиально отлично от обычного физиологического эффекта этих же агентов на клетку, при котором прямая зависимость между дозой и эффектом отсутствует, и наблюдаются последействие, «восстановление» повреждений, а также другие явления, отсутствующие при действии Х-лучей на гены.

Упоминавшиеся выше исследования эффективности фактора времени имели своей целью проверить изложенную только что специфическую особенность трансмутирующего действия Х-лучей.

С иной точки зрения к этому же вопросу пытается подойти в своей работе Гюльбекян (1936). Гюльбекян ставит вопрос о возможности сенсибилизации генов к мутационным изменениям путем предварительного более слабого воздействия на них или на непосредственно окружающую гены цитоплазму на определенной и достаточно ранней стадии развития организма. Приведенные выше работы на этот вопрос не давали ответа, так как в них повторным облучениям подвергались взрослые мухи, отличавшиеся в момент каждого облучения только своим возрастом.

Условия опыта Гюльбекяна и полученные им результаты приведены в табл. 1.

На основании приведенных в таблице цифр автор делает вывод, что, в то время как доза в 500 *r* сама по себе слишком мала, чтобы вызвать мутации, предварительное облучение этой дозой куколок вдвое увеличивает количество возникающих мутаций при последующем облучении вылупившихся из этих куколок взрослых мух. Сле-

Таблица 1
Table 1
(По Гюльбекяну)
(After Gulbekian)

Способ облучения Method of X-raying	Число культур Number of cultures	Число леталей Number of lethals	% леталей % of lethals
1. Куколки в возрасте 35—40 час. после окукления облучены дозой в 500 r; вылупившиеся из них самцы облучены добавочной дозой в 3000 r, после чего скрещены с ♀♀ BCl для учета леталей в половой хромосоме Flies which received compound treatment: 500 r in the pupal stage (35—40 hours after pupation) an additional dose ot 3000 r after hatching	585	70	11.96±1.34
2. Взрослые самцы облучены один раз дозой в 3500 r Flies subjected to total dose at single treatment in adult stage: the adult males received a dose of 3500 r	791	50	6.32±0.805
3. Куколки в возрасте 35—40 час. после окукления облучены один раз дозой в 500 r Flies subjected to single treatment in pupal stage: the pupae (35—40 hours after pupation) received one dose of 500 r	756	—	—
4. Контроль (не облучались) Controls (not X-rayed)	696	—	—
5. Взрослые самцы облучены первый раз дозой в 500 r и через неделю вторично дозой в 3500 r Flies subjected to total dose in two treatments in adult stage: 500 r shortly after hatching and 3500 r a week later	389	26	6.53±1.24

довательно, заключает Гюльбекян, выводы генетиков о прямой пропорциональности числа возникающих мутаций и дозы Х-лучей не верны, так как эффективность дозы зависит от стадии развития, на которой производится облучение.

Полученный Гюльбекяном результат может быть объяснен только сенсибилизацией генов к последующим воздействиям Х-лучей. Возможность объяснения столь разительной разницы в частоте мутирования при предварительном облучении куколок большей частотой мутирования на стадии куколки, чем на стадии взрослой мухи, отпадает, так как, во-первых, из данных самого Гюльбекяна следует что доза в 500 r не эффективна, а во-вторых, многочисленные эксперименты других авторов показали, что наибольшая частота мутиро-

вания достигается при облучении взрослых самцов, т. е. уже совершенно зрелых и готовых к оплодотворению сперматозоидов. Если, следовательно, данные эксперимента, приведенного Гюльбекяном, правильны, то мы имеем здесь дело с явлением, которое может быть названо предварительным «раскачиванием» генотипа, делающим его более чувствительным к последующим воздействиям того же самого (а может быть, также и других) агента. Если это так, то следует поставить под сомнение не только представление о мутационном изменении гена как «скачке», происходящем в один прием в момент воздействия на ген того или иного агента, но и все экспериментальные данные о пропорциональности числа мутаций дозе Х-лучей, а также все выводы из этих данных.

Важность затронутой в работе Гюльбекяна проблемы побудила меня заняться исследованиями в этой же области. Но в первую очередь я решил проверить правильность экспериментальных данных и выводов Гюльбекяна, так как проверка одной из предыдущих работ этого автора (Гюльбекян, 1934, 1936а), в которой он защищает весьма близкие теоретические положения, показала, что явление, на котором строит свои выводы Гюльбекян, в действительности вообще не имеет места (Керкис, 1935, 1937). Настоящее исследование и было предпринято с целью такой проверки.

Материал и методика

Эксперимент производился по той же схеме, что и в исследовании Гюльбекяна. Для того чтобы избежать различий, обусловленных неточностью дозировки Х-лучей, масштаб опыта был задуман таким, чтобы ответ на поставленный вопрос можно было получить в результате одного облучения. Облучались самцы spineless из линии ss $\times$ ywf, выведенной от одного единственного самца. В банки с кормом помещалось 50—70 пар мух, которые откладывали в них яйца в течение 24 часов. В поставленных таким образом культурах окукление происходит очень дружно и возраст куколок известен с точностью ± 12 час. Откладка яиц и развитие культур протекало в термостате при температуре $26 \pm 0.5°$ С. В $2^1/_2$—3-суточном возрасте куколки извлекались из банок и делились на три группы. Первые две группы (I и II) одновременно облучались дозой 750 r. Третья (III) группа куколок облучению не подвергалась. После облучения куколки каждой из трех групп переносились в свежие банки с влажной фильтровальной бумагой, где из них вылетали взрослые мухи. Одновременно с I и II группами куколок облучались взрослые самцы из той же линии, которые после облучения разделялись на две группы (IV и V). Самцы, вылупившиеся из куколок группы I, и самцы группы IV скрещивались с девственными ♀♀ BCl. Каждая из этих групп получила, следовательно, по 750 r, но группа I на стадии куколки, а группа IV на стадии imago. Самцы, вылупившиеся

из куколок группы II, и самцы группы V были одновременно облучены дозой в 3500 r и после этого скрещены с девственными самками BCl. В дальнейшем каждая из пяти групп анализировалась на частоту возникновения летальных мутаций, причем все без исключения случаи возникновения леталей проверялись в F_3. Таким образом в настоящем опыте имеется возможность сравнивать частоту возникновения летальных мутаций при однократном облучении куколок и imago дозой в 750 r, при облучении куколок дозой 750 r и вылупившихся из них ♂♂ дозой 3500 r, при двукратном облучении взрослых самцов дозами в 750 и 3500 r и, наконец, при однократном облучении самцов дозой в 3500 r.

Полученные результаты

Результаты опыта приведены в табл. 2.

Таблица 2
Table 2

Способ облучения Method of X-raying	Общее число культур Number of cultures	Число леталей Number of lethals	% леталей % of lethals
1. Облучены только куколки один раз дозой 750 r (I) Flies subjected to single treatment in pupal stage: the pupae received one dose of 750 r (I)	1019	10	0.98±0.316
2. Облучены только imago один раз дозой 750 r (IV) Flies subjected to single treatment with 750 r in the adult stage (IV)	1158	31	2.68±0.469
3. Облучены куколки дозой 750 r и imago 3500 r (II) Flies subjected to total dose in two treatment: 750 r in the pupal stage and 3500 after hatching (II)	318	37	4.63±1.797
4. Облучены imago два раза дозами в 750 r и 3500 r (V) Flies subjected to total dose in two treatment in adult stage: 750 r shortly after hatching and 3500 a week later (V)	347	35	10.09±1.615
5. Облучены только imago один раз дозой в 3500 r (III) Flies subjected to single treatment with 3500 r in adult stage (III)	451	36	8.00±1.277

Наибольший интерес представляет сравнение данных, приведенных в 3-й и 4-й строках таблицы. Можно видеть, что разница в числе возникших изменений при двукратном облучении взрослых мух и при двукратном же облучении мух сначала на стадии куколки, а затем на стадии imago хотя и недостоверна статистически, но отклоняется

в ту же сторону, что и в опыте Гюльбекяна. Из таблицы видно также, что предварительное облучение взрослых самцов не отражается на числе мутаций, а пропорционально общей дозе (ср. процент мутаций, приведенный в 4-й строке таблицы, с суммой процентов 2-й и 5-й строк).

Так как полученный результат при желании может быть истолкован как наличие все-таки некоторой тенденции к сенсибилизации генов предварительным облучением куколок и что сенсибилизация в этом опыте только по случайным причинам не достигла таких размеров, как в опыте Гюльбекяна, то мы решили поставить второй опыт с целью выяснить, повторится ли в нем эта тенденция, или нет.

Проверочный опыт

Методика постановки этого опыта была несколько упрощена. Куколки того же возраста, что и в первом опыте, были разделены на три группы: A, B и C. Группы A и B одновременно облучались дозой в 750 r. Самцы группы A по вылуплении из куколок скрещивались с самками BCl и в F_2 анализировались на летали; самцы, вылупившиеся из куколок групп B и C, одновременно облучались дозой в 3500 r, после чего скрещивались с самками BCl и тоже анализировались на летали. Таким образом группа A была облучена дозой в 750 r только на стадии куколки; группа B получила 750 r на стадии куколки и 3500 r на стадии imago и группа C получила 3500 r только на стадии imago. Дабы избежать неточностей дозировки, весь материал был взят от одного облучения. Результаты опыта приведены в табл. 3.

Таблица 3
Table 3

Способ облучения Method of X-raying	Общее число культур Number of cultures	Число леталей Number of lethals	% леталей % of lethals
1. Куколки 750 r (A) Flies subjected to single treatment with 750 r in pupal stage (A)	835	27	3.93±0.608
2. Куколки 750 r и 3500 r (B) Flies subjected to total dose in two treatment: 750 r in pupal stage and 3500 r after hatching (B)	476	47	9.87±1.367
3. Imago 3500 r (C) Flies subjected to single treatment with 3500 r in adult stage (C)	940	71	7.55±0.781

Если предварительное облучение на стадии куколки сенсибилизирует наследственное вещество к повторным облучениям на стадии взрослого организма, то можно было бы ожидать, что процент мутаций при двукратном облучении на стадии куколки и imago будет несколько выше, чем сумма процентов мутаций, получаемых при облучении в 750 r и 3500 r. Иными словами, установленное работами Тимофеева-Рессовского (1934) и Тимофеева-Рессовского и Циммера (1935) правило о невлиянии фактора времени на проценты мутаций, возникающих при данной дозе, в этом опыте не имело бы места.

Сравнение цифр, приведенных в табл. 3, показывает, что суммарный процент мутаций при 4250 r в опыте, в котором сенсибилизация не могла иметь места (A + C), равен 10.78, в то время как в опыте B, где сенсибилизация могла быть, процент мутаций равен 9.87. Разница между этими величинами статистически недостоверна и притом в направлении, обратном полученному в первом опыте (табл. 2).

Мы вынуждены, следовательно, притти к заключению, что экспериментальные данные Гюльбекяна о возможности сенсибилизации генов к последующему облучению не подтвердились при двукратной проверке. Повидимому, и в этом опыте Гюльбекяна тоже имеется какая-то погрешность, в результате которой этот автор получил приводившийся выше результат (табл. 1).

Таким образом мы еще не имеем экспериментальных данных, которые противоречили бы установленному впервые еще Меллером (1927) правилу прямой пропорциональности числа мутаций дозе X-лучей, взятой в r-единицах.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.

Поступило
3. VI. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Гюльбекян Х. Г., Получение мутаций посредством рентгенизации сомы *Drosophila melanogaster*, Биол. журн., т. III, № 2, 1934.

[2] Гюльбекян Х. Г., О возникновении летальных мутаций при облучении головы *Drosophila melanogaster*, Биол. журн., т. V, № 1, стр. 39—46, 1936.

[3] Гюльбекян Х. Г., Зависимость частоты мутаций от стадии развития *Drosophila* и способа облучения, Биол. журн., т. V, № 1, стр. 47—55, 1936а.

[4] Керкис Ю. Я., О возникновении мутаций в половых клетках при рентгенизации сомы *Drosophila melanogaster*, Докл. Ак. Наук СССР, т. 1, № 1, 1935.

[5] Керкис Ю. Я., О механизме генетического эффекта X-лучей, Труды Ин-та генетики Акад. Наук СССР, т. 11, 1937.

[6] Шехтман Я., Мутационный эффект и количественная закономерность действия рентгеновских лучей, Журн. эксп. биол., 6, 1930.

[7] Efroimson W. P., Die transmutierende Wirkung der X-Strahlen und das Problem der genetischen Evolution, Biol. Zentralbl., Bd. 51, 1931.

[8] Grüneberg H., Über die zeitliche Begrenzung genetischer Röntgenwirkungen bei *Drosophila melanogaster*, Biol. Zentralbl., Bd. 51, 1931.

[9] Hanson F. B. and Heys F., An analysis of the effects of the different rays of radium on producing lethal mutations in *Drosophila*, Amer. Nat., vol. 63, 1929.

[10] Hanson F. B. and Heys F., Radium and lethal mutations in *Drosophila*, Amer. Nat., vol. 66, 1932.
[11] Hanson F. B., Heys F. and Stanton E., The effect of increasing X-ray voltages on the production of lethal mutations in *Drosophila*, Amer. Nat., vol. 65, 1931.
[12] Muller H. J., Radiation and genetics, Amer. Nat., vol. 64, 1930.
[13] Patterson J. T., Continuous versus interrupted irradiation and the rate of mutation in *Drosophila*, Biol. Bull., vol. 61, 1931.
[14] Pickhan A., Vergleich der mutationsauslösenden Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen bei *Drosophila melanogaster*, Strahlentherapie, Bd. 52, 1935.
[15] Timofeeff-Ressovsky N. W., Einige Versuche an *Drosophila melanogaster* über die Art der Wirkung der Röntgenstrahlen auf den Mutationsprozess, Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 124, 1931.
[16] Timofeeff-Ressovsky N. W., Einige Versuche an *Drosophila melanogaster* über die Beziehungen zwischen Dosis und Art der Röntgenbestrahlung und der dadurch ausgelösten Mutationsrate, Strahlentherapie, Bd. 49, 1934a.
[17] Timofeeff-Ressovsky N. W., Beziehungen zwischen der Mutationsrate und der Dosis und Art der Bestrahlung, 4 Intern. Radiologenkongr., Bd. 2, 1934b.
[18] Timofeeff-Ressovsky N. W., The experimental production of mutations, Biol. Reviews, vol. 9, 1934c.
[19] Timofeeff-Ressovsky N. W. und Zimmer K. G., Strahlengenetische Zeitfactorversuche bei *Drosophila melanogaster*, Strahlentherapie, Bd. 53, 1935.
[20] Timofeeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G. und Delbrück M., Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur, Nachr. der Gesellsch. der Wiss. Göttingen, Bd. I, № 13, 1935.

JUL. KERKIS. ON THE POSSIBILITY OF INCREASING THE GENE MUTABILITY BY X-RAY TREATMENT OF THE ORGANISM AT THE EARLY STAGE OF DEVELOPMENT

SUMMARY

Gulbekian states in one of his articles (1936) that it is possible to sensitize the gene in regard to the action of X-rays in the imago if the main treatment is preceded by a slight X-ray treatment in the pupal stage. According his experimental data (see table 1 in the Russian part of our text) such method of treatment raises the mutation rate approximately to twice the value of the controls which received the equivalent dose applied in a single raying at the time of the main treatment. Basing himself on his results, Gulbekian criticizes such universally accepted concepts as the law of proportionality to the dose, the absence of after effect, and the lack of influence of the time factor in X-ray treatment.

Since the questions raised by Gulbekian are of vast consequences for they concern directly our knowledge on the mutation process and on the general nature of the gene, we undertook the experimental verification of his work. Our own results are summarized in tables 2 and 3 of the Russian text. They prove clearly that non of the processes described by Gulbekian take place, since no sensitizing action by a pre-treatment was found, and we conclude, therefore, that the data obtained by the aforenamed author must be due to errors in his experimental technique.

Institute of Genetics.
Academy of Sciences of the USSR.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Ю. Я. КЕРКИС

ЧАСТОТА МУТАЦИЙ, ВЛИЯЮЩИХ НА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ

DROSOPHILA MELANOGASTER

(*Представлено академиком* Н. И. Вавиловым)

Работа посвящена изучению частоты возникновения мутаций, влияющих на жизнеспособность. Путем применения специальной методики, позволяющей учитывать даже незначительные нарушения жизнеспособности, обнаружено, что в результате рентгенизации в 50% облученных половых клеток возникают сцепленные с полом изменения, понижающие жизнеспособность. Показано, что степень влияния происшедших изменений наследственного вещества на организм сильно зависит от условий внешней среды. Обсуждается вопрос о значении мутационного процесса в эволюции и возможности использования Х-лучей как метода для выведения новых хозяйственно-полезных форм растений. Исходя из полученной большой частоты вредных мутаций, подчеркивается необходимость надежных защитных мер для лиц, соприкасающихся с источниками Х-лучей.

Изучение частоты мутационных изменений наследственного вещества в естественных условиях и под влиянием определенных внешних воздействий важно, во-первых, для выяснения степени стабильности отдельных генов и, во-вторых, для более полного познания роли мутационного процесса в эволюции. Однако, несмотря на всю значимость этого вопроса, определить абсолютную частоту мутационного процесса при данных условиях среды не представляется возможным вследствие отсутствия путей для объективного учета всех возникающих мутаций. Обычно, когда говорят о частоте мутаций, имеется в виду частота изменений, более или менее резко затрагивающих внешнюю морфологию или окраску особей. Между тем мутации этого рода, во-первых, составляют только небольшую часть всех возможных изменений, а во-вторых, улавливание их зависит от субъективных качеств наблюдателя.

Однако, кроме таких мутаций с внешне видимым проявлением, имеется значительно более обширная группа наследственных изменений, затрагивающих различные физиологические свойства особей, причем частота некоторых из мутаций этого рода может быть учтена совершенно объективно. К числу таких мутаций относятся мута-

ции, влияющие на жизнеспособность, и мутации, вызывающие стерильность.

Меллер в 1918 г. и Меллер и Альбенбург в 1919 г., изучая спонтанный мутационный процесс у дрозофилы, нашли, что большинство мутаций являются летальными. В 1927 г. Меллер установил, что это соотношение справедливо и для мутаций, получаемых в результате рентгенизации, ибо численное соотношение «видимых» и «летальных» изменений оказалось одинаковым как в спонтанном мутационном процессе, так и в индуцированном действием Х-лучей.

Благодаря легкости нахождения и объективности определения полных леталей, т. е. мутаций, делающих организм совершенно неспособным достичь зрелости, метод учета частоты леталей успешно используется современной генетикой в качестве мерила трансмутирующей эффективности различных агентов при различных физиологических состояниях организма[1]. Однако уже давно (Muller, 1918) предполагалось, что кроме таких полностью летальных мутаций должно существовать также большое число «физиологических» мутаций, не полностью (т. е. не во всех 100% случаев) убивающих организм, а только понижающих в той или иной степени его жизнеспособность. Но, несмотря на вывод о существовании большого числа таких сублетальных или «вредных» мутаций, не имеющих никакого внешнего проявления или проявляющихся, только очень слабо, мы не имеем до последнего времени прямых данных об их частоте по сравнению с полными летальми и видимыми мутациями.

В ставшей классической работе Меллера (1927) по вызыванию мутаций Х-лучами он пишет, что кроме летальных мутаций имеется «много меньшее, но тем не менее заслуживающее внимания число полулеталей..., которые несколько произвольно могут быть определены как гены, понижающие жизнеспособность до 0.5—10% от нормальной, и которые поэтому часто в подсчетах, основанных на одной культуре, могут быть ошибочно сочтены за летали». «Кроме полулеталей в облученной Х-хромосоме, несомненно, возникало значительное число рецессивных мутантных генов, вызывающих только незначительное понижение жизнеспособности».

По предложению проф. Меллера мы произвели количественное сравнение частоты полных мутаций с частотой мутаций, имеющих более слабый физиологический эффект и потому только в различной степени понижающих жизнеспособность. Работа эта была начата в 1933 г., и предварительные результаты ее были доложены проф. Меллером на Международном радиологическом конгрессе

[1] Строго говоря, деление мутаций на «видимые» и «летальные» является совершенно искусственным, так как всякая летальная мутация выражается в невидимом снаружи изменении внутренних органов. Однако ввиду точности и объективности учета мутаций этого рода такое деление является все-таки удобным.

в Цюрихе в июле 1934 г. Примерно в то же время было опубликовано параллельное исследование Н. В. Тимофеева-Рессовского, проведенное им одновременно и независимо от нашего.

1. Схема скрещиваний

Девственные самки, гомозиготные по сцепленному с полом гену white и по длинной инверсии в половой хромосоме scute-8, скрещивались с рентгенизированными самцами, содержащими в своей X-хромосоме ген scute-1 и инверсию «δ 49». В первом поколении девственные гетерозиготные самки скрещивались в индивидуальных культурах с самцами sc^8w^aB. В F_2 отбирались отдельно из каждой культуры девственные самки, содержащие в одной из своих X-хромосом sc^1δ 49, а в другой sc^8w^aB, и скрещивались с самцами sc^8w. Каждая индивидуальная культура F_1—F_2 давала начало двум культурам («a» и «b») F_2—F_3, которые ставились в больших ($^1/_4$-литровых) банках со стандартным количеством пищевой среды, приготовленной по рецепту, разработанному в нашей лаборатории Офферманом и Шмидт (см. Drosophila Information Service, № 3, 1935). В культуры «a» сажалось по 24 самки и по 25—30 самцов, вследствие чего мухи развивались в них в условиях сильного перенаселения. В культурах «b» перенаселения не было, так как в них помещалось только по 2 самки и 6—8 самцов. В обеих культурах родительские мухи откладывали яйца в течение 5 суток, после чего удалялись.

Во всех последующих поколениях (F_3, F_4 и т. д.) в каждой культуре отбирались девственные самки, имевшие материнскую хромосому sc^1δ 49, и скрещивались с самцами sc^8w или sc^8w^aB из тех же культур. Как видно из хода скрещиваний, появление самцов sc^8w и sc^8w^aB в каждом поколении чередуется таким образом, что во всех нечетных поколениях появляются самцы sc^8w^aB, а во всех четных — sc^8w. В каждом поколении подсчитывалось число самцов sc^1δ 49 и sc^8w^aB (или sc^8w). Благодаря присутствию у гетерозиготной самки двух различных инверсий возможность перекреста у них была практически исключена и все три хромосомы (sc^1δ 49, sc^8w и sc^8w^aB) передавались из поколения в поколение без нарушения своей цельности. Появлявшиеся изредка в результате нерасхождения исключительные самцы могли быть без труда отличены.

Контрольные серии культур велись точно таким же образом и при тех же условиях среды, как и опытные, причем число тех и других было равным. Исходным материалом для всего контроля и всего опыта послужила одна и та же линия (см. ниже). С целью соблюдения большей объективности при подсчетах последние были организованы таким образом, что подсчет опытных и контрольных культур производился всегда одновременно.

2. Выведение линий

Для того чтобы обе Х-хромосомы исходной гомозиготной самки sc^8w были идентичны, было поступлено следующим образом. Единственный самец sc^8w был скрещен с двумя девственными самками, одна из которых содержала ClB-хромосому, а другая имела сцепленные Х-хромосомы, маркированные геном yellow. В F_1 от первого скрещивания была взята одна самка, гетерозиготная по ClB и sc^8w, и скрещена с одним самцом, полученным от второго скрещивания. В потомстве были отобраны самцы и самки, гомозиготные по sc^8w, у которых, как это видно из предыдущего, хромосомы sc^8w имеют одно и то же происхождение, так как они получены от одного отца; 58 полученных таким образом пар мух дали начало такому же числу индивидуальных культур, в каждой из которых было подсчитано число самцов и самок и выбрана одна с наиболее высоким процентом самцов (т. е. не содержащая в половой хромосоме летальных генов). Эта линия и послужила исходным материалом для всех опытных и контрольных культур. Аналогичный же метод был применен для выведения линий $sc^1\delta 49$ и sc^8w^a B, с той лишь разницей, что в этом случае по одному самцу было скрещено с самками yellow со сцепленными Х-хромосомами и среди 150 культур F_2 каждого сорта было отобрано по одной с наиболее высоким отношением числа самцов к числу самок.

3. Условия облучения

Облучение материала было проведено частично в рентгенометрической лаборатории ВИМС в Ленинграде, частично же в рентгеновском кабинете нашей лаборатории. Условия облучения: 50 kV, 5 mA, 1 мм алюминиевый фильтр, расстояние от антикатода 15 см. Так как часть работы была проведена без дозиметра и дозировка производилась по времени, то доза, даваемая в отдельных опытах, могла несколько варьировать. Однако в целях добавочного контроля дозы почти в каждом опыте часть облученных самцов скрещивалась с самками ClB для учета эффективности данной дозы по числу полных леталей, определявшихся обычным методом ClB.

4. Методика подсчета числа мутаций

Как это видно из схемы скрещивания, в каждом поколении число самцов $sc^1\delta 49$ и sc^8w (или sc^8w^a B) должно относиться друг к другу, как 1 : 1. Если в половой хромосоме облученного самца возникнет изменение, в той или иной мере влияющее на жизнеспособность самцов, содержащих эту хромосому, то отношение числа самцов $sc^1\delta 49$ к самцам другого класса соответствующим образом изменится, причем недобор самцов $sc^1\delta 49$ будет тем бо́льшим, чем сильнее дей-

ствует возникшее летальное изменение. Наоборот, в случае возникновения мутации, положительно влияющей на жизнеспособность, самцы $sc^1\delta$ 49 должны присутствовать в избытке.

Всего изучено 143 потомства от облученных самцов (т. е. 143 хромосомы), причем в 60 линиях подсчет производился только в одном поколении (F_3); а в остальных в течение ряда поколений, число которых было не менее трех, а в отдельных случаях доходило до 11-ти. Так как в обоих случаях полученные данные оказались достаточно сходными, то в приводимой ниже таблице они приведены суммарно. В каждом поколении во всех культурах контроля и опыта определялось количество самцов, несущих облученную хромосому, в процентах от общего числа самцов обоих классов, и на основании этих величин вычислялся средний процент самцов $sc^1\delta$ 49 для каждой линии (p). Так как контрольные культуры всегда обрабатывались одновременно и одинаково с опытными и так как условия содержания тех и других были совершенно идентичными, то изменчивость (σ_D), обусловленная не различиями в воздействии и не флюктуациями выборок, а случайными различиями в условиях среды, может считаться одинаковой в контрольных и опытных культурах. Эта величина вычислялась по формуле: $\sigma_D^2 = \sigma^2 - \varepsilon^2$, в которой σ^2 — квадрат общего квадратического отклонения, полученный по формуле: $\sigma^2 = \frac{\Sigma p^2}{n} - M^2$, где p — процент самцов $sc^1\delta$ 49 в каждой культуре, n — число культур и M — среднее арифметическое из p для всех культур серии; ε^2 есть σ^2, обусловленная случайностью выборки, и вычислялась в формуле: $\varepsilon^2 = \frac{M(1-M)}{H}$, где H — средняя гармоническая из общего числа мух в каждой из всех культур серии. Для всех контрольных культур (отдельно для серий «a» и «b») вычислялась σ_D^2 и затем для каждой опытной линии вычислялась общая σ^2, которая ожидалась бы в отсутствие эффекта облучения. В каждой опытной линии отклонение среднего процента (p) самцов от ожидаемой величины, вычисленной для контроля, сравнивалось с σ_D, и в тех случаях, когда разность превышала эту величину в три или большее число раз, присутствие изменения, влияющего на жизнеспособность, считалось доказанным. Культуры с общим числом мух менее 100 в расчет не принимались.

5. Полученные результаты и обсуждение

Результаты подсчета числа леталей и семилеталей в перенаселенных и неперенаселенных сериях приведены в таблице на стр. 80.

Из таблицы видно, что в перенаселенной серии («a») опытных культур количество мутаций, вызывающих статистически достоверное понижение жизнеспособности, в 1.4 раза превышает число полных леталей и составляет 16.7% от общего числа нелетальных куль-

	Число культур Number of cultures	Число леталей Number of lethals	% леталей % of lethals	Число семи-леталей Number of semi-lethals	% семи-леталей % of semi-lethals	Число + откл. Number of + deviat.	Число — откл. Number of — deviat.
Опыт «a» . . . . . Experiment «a» . . .	143	17	11.9	21	16.7	35	70
Опыт «b» . . . . . Experiment «b» . . .	134	13	9.7	10	8.3	42	67
Контроль «a» . . . . Control «a»	135	—	—	—	—	63	66
Контроль «b» . . . . Control «b»	127	—	—	—	—	63	63

тур. Кроме этих «статистически достоверных» 16.7% полулеталей имеется еще значительное число их, оставшихся не выявленными (не давших статистически достоверных отличий от контроля) вследствие недостаточной точности применявшейся нами методики. Что количество таких еще более слабо действующих леталей довольно велико, видно из того факта, что число линий (за вычетом 16.7% статистически достоверных леталей), в которых средний процент самцов, содержащих облученную Х-хромосому, обнаруживает отрицательное отклонение от среднего отношения контроля, в перенаселенной серии культур в 2 раза превышает число положительных отклонений. Так как теоретически число положительных и отрицательных отклонений в нормальном вариационном ряду должно быть равным (что и имеет место в действительности в контрольных культурах), то мы можем принять, что из 70 отрицательных отклонений случайными причинами обусловлена только половина их, вторая же половина может быть приписана наследственно обусловленному понижению жизнеспособности. Таким образом изменения, в той или иной мере понижающие жизнеспособность организма (за исключением полных леталей), наблюдались в 56 культурах, что составляет 44.4% от всех культур, не содержащих полных леталей. При этом следует иметь в виду, что при этих расчетах количество генетически обусловленных минус-отклонений от средней величины контроля оказывается преуменьшенным, ибо в правую часть кривой неизбежно попадает часть наследственных минус-отклонений, учитываемых нами как положительные вследствие их флюктуационной изменчивости[1]. С попаданием же отдельных наследственно обусловленных

[1] Другой метод вычисления, который позволил бы избежать этой трудности, заключается в наложении контрольной и экспериментальной кривых распределения жизнеспособности (построенных на основании изучения одинакового числа культур) друг на друга и в учете всех участков экспериментальной кривой, выходящих за пределы контрольной, так как происхождение этих участков обусловлено

положительных отклонений в левую часть кривой можно не считаться ввиду их исключительной редкости. Иными словами, считая и полные летали, при применявшейся в опытах дозе Х-лучей более чем в половине облученных половых хромосом возникли изменения, влияющие на жизнеспособность.

Обратимся теперь к рассмотрению соответствующих же данных для опытной серии культур, развивавшихся в условиях отсутствия перенаселения (серия «b»). Из таблицы видно, что полностью летальный эффект четырех мутаций в условиях перенаселения превратился, при развитии в иных условиях внешней среды, в семилетальный, вследствие чего полных леталей в этой серии опытных культур меньше. Влияние изменения условий среды, связанных с отсутствием в культурах перенаселения, особенно резко сказывается на уменьшении числа семилеталей. Мы видим, что больше половины «статистически достоверных» полулеталей (11 из 21) перестают быть таковыми в новых условиях среды. При этом у пяти из этих мутаций вовсе исчез какой бы то ни было семилетальный эффект, а 6 мутаций перешли из категории «статистически достоверных» в более или менее сильные минус-отклонения от средней величины контроля. Подобным же образом в условиях отсутствия перенаселения проявляются не все 35, повидимому, генетически обусловленных минус-отклонений от средней величины, а только 25, а в остальных 10 линиях никакого уменьшения жизнеспособности не происходит. Итак, если в условиях перенаселения наследственное понижение жизнеспособности наблюдалось в 44.4% всех нелетальных культур, то при отсутствии его пониженная жизнеспособность наблюдалась только в 28.9% культур, а остальные изменения не проявились.

Таким образом внешние условия, в которых протекает развитие организма, иногда являются решающим фактором для возможности осуществления различных изменений, влияющих на жизнеспособность. Так как применявшаяся в наших опытах степень перенаселения культур и связанное с этим ухудшение условий развития были не предельными из возможных, то весьма вероятно, что число возникших мутаций, понижающих жизнеспособность, было еще боль-

---

вредными мутациями, имеющими генетическую основу. Этот метод дал бы нам величины, чрезвычайно сходные с приведенными выше. Но и этот метод тоже подвержен очень значительной вероятной ошибке, и поэтому каждая часть опыта (т. е. перенаселенная и неперенаселенная серии) должна обрабатываться отдельно. Мы не приводим точного результата, полученного этим методом, так как он тоже не выявляет полного числа вредных мутаций, ибо мутации, которые переместились из определенного положения на кривой в более низкое (т. е. соответствующее меньшей жизнеспособности), частично компенсируются другими, которые попали в эту точку кривой из более высоких точек. Эти мутации не будут учитываться этим методом потому, что они не будут выходить за пределы контрольной кривой.

шим, но часть из них в условиях опыта недостаточно проявилась и потому осталась неучтенной.

Возникает вопрос о том, какая часть описанных выше летальных мутаций, как полных, так и только в различной степени понижающих жизнеспособность, является мутациями в узком смысле этого слова, т. е. обусловливается изменениями отдельных генов? В настоящее время хорошо известно, что Х-лучи помимо генных изменений вызывают большое число различного рода хромосомальных перестроек (транслокаций, нехваток и инверсий), многие из которых связаны с более или менее сильным летальным эффектом. Выяснение сравнительной частоты летального эффекта, вызванного каждым из этих типов перестроек, представляет очень большой интерес.

В связи с возникновением такого большого числа мутаций, уменьшающих жизнеспособность, возникает вопрос о возможности получения с помощью Х-лучей мутаций, влияющих на жизнеспособность не в отрицательном, а в положительном направлении. Это приобретает особенно большое значение в связи с довольно распространенным и в значительной степени справедливым мнением, что рентгеномутации так же, как и большинство спонтанных, в большинстве своем оказываются с биологической точки зрения отрицательными. В этом нет ничего удивительного, если помнить, что всякий организм представляет собой чрезвычайно сложную систему отдельных наследственно обусловленных звеньев-процессов, причем сбалансированность и гармония всей этой системы выработалась в течение всего длительного периода эволюции данного вида. Поэтому, принимая во внимание ненаправленность мутационного процесса, несравненно более вероятно, что случайное изменение какого-либо одного из этих звеньев (а это как раз и происходит при возникновении мутации) скорее нарушит эту гармонию системы, чем еще более усовершенствует ее. Можно поэтому утверждать, что «положительные» мутации возникают, но частота их во много раз меньше «отрицательных»; это в равной мере относится как к спонтанному мутационному процессу, так и к мутациям, вызываемым действием различных агентов в лабораторных условиях. И действительно, в исследовании Тимофеева-Рессовского (1935), ставящем перед собой ту же задачу, что и мы в настоящей работе, приводятся два случая возникновения мутаций без всякого видимого фенотипического проявления, но увеличивающие жизнеспособность организма. Необходимо также иметь в виду, что понятие биологической выгодности или невыгодности какого-либо мутационного изменения очень относительно, и то, что «вредно» в одних условиях среды, может оказаться «полезным» или безразличным в других условиях. Такое изменение биологической ценности отдельных мутаций было весьма наглядно продемонстрировано в работах Тимофеева-Рессовского и других (1934).

Тимофеевым-Рессовским было также показано, что в ряде слу-

чаев два наследственных изменения, каждое из которых в отдельности в той или иной мере понижает жизнеспособность, в комбинации друг с другом могут не вызывать никакого отрицательного эффекта. И не должно показаться неожиданным, если будут обнаружены такие отрицательные наследственные изменения, которые в комбинациях друг с другом и в тех же условиях среды будут не только биологически безразличными, но даже полезными, ибо современная генетика знает достаточно примеров, когда два гена с более или менее однородным фенотипическим действием в комбинации дают качественно совершенно иной эффект.

В связи со столь значительным преобладанием летальных мутаций по сравнению с видимыми возникает вопрос о роли мутаций в эволюции. Если и в спонтанном мутационном процессе огромное большинство изменений оказывается тоже в той или иной мере понижающими жизнеспособность, то может возникнуть сомнение в роли мутационного процесса как поставщика новых наследственных признаков, с которыми оперирует естественный отбор, создавая столь изумительную приспособленность организмов к условиям их обитания. Нам представляется, что полученные нами данные отнюдь не умаляют эволюционного значения мутаций. Выше мы уже указывали, что значительного преобладания биологически-отрицательных мутаций следует ожидать уже из чисто априорных соображений. Оценивая роль мутаций в эволюции, необходимо учитывать, во-первых, огромное время, потребное даже для самых незначительных эволюционных изменений, которое обычно настолько велико, что на протяжении его даже редкие прогрессивные изменения в генах могут дать достаточный материал для отбора; во-вторых, подсчеты, произведенные на основании данных Меллера и Альтенбурга, показывают, что у дрозофилы, несмотря на редкость повторных мутаций каждого отдельного гена, общая частота мутаций (вследствие большого числа различных генов) настолько велика, что каждая двадцатая половая клетка может содержать мутацию в одной из своих хромосом. Поэтому вероятность полезной мутации не так уж мала, как это кажется на первый взгляд. Если же принять во внимание чрезвычайные разнообразия внешней среды и широкую возможность комбинирования различных мутационных изменений при скрещиваниях, равно как и эффект положения и явление плейотропизма, в результате которых проявление гена может стать иным, то станет ясным, что даже первоначально отрицательные в биологическом отношении гены могут иногда играть положительную роль в эволюционном процессе.

Изложенные выше фактический материал и теоретические рассуждения позволяют сделать некоторые практические выводы. До самого последнего времени во многих генетико-селекционных учреждениях существовало увлечение методами искусственного получения мутаций как способом для создания новых хозяйственно-полезных

сортов растений. Появился даже новый термин — «рентгеноселекция». Все попытки управления искусственно вызываемым мутационным процессом в смысле нахождения возможности получать мутации генов, влияющих только на какие-либо определенные признаки или хотя бы в смысле изменения соотношения летальных и видимых мутаций в пользу увеличения последних, до сих пор не дали положительного результата. Исходя из теоретических предпосылок, у нас нет большого основания ожидать, что это станет возможным раньше, чем станет известной физико-химическая структура отдельных генов. Другое дело — возможность нахождения таких воздействий, которые преимущественно будут вызывать различные хромосомальные перестройки, а не генные мутации. Эту задачу, весьма вероятно, можно будет в недалеком будущем разрешить. Исследовательская работа в этом направлении должна итти, во-первых, по линии отыскания возможности дифференциального получения генных мутаций и хромосомных перестроек и, во-вторых, в нахождении таких воздействий, которые вызывали бы больше видимых изменений и меньше летальных. В первую очередь для этой цели должны быть испробованы различные физико-химические воздействия из числа тех, которые могут иметь место в естественных условиях.

Теоретические предпосылки, подтверждаемые экспериментальными данными современной генетики, позволяют ожидать, что метод искусственного вызывания мутаций Х-лучами и другими воздействиями может дать практически ценные физиологические мутации, если потомство облученных родителей подвергается воздействию какого-либо необычного в данных условиях агента, убивающего или делающего нежизнеспособными большинство форм и при котором могут нормально развиться только те организмы, которые оказались приспособленными к этим новым условиям в результате происшедшего наследственного изменения. При соответствующем масштабе опыта таким путем можно отобрать интересные формы. Мы вполне разделяем точку зрения Стадлера (Stadler, 1929) и А. А. Сапегина (1934), что метод искусственного получения мутаций в первую очередь может быть использован в селекции вегетативно размножающихся растений (получение соматических мутаций), у которых ни стерильность полученных мутантов и хромосомальных аберрантов, ни их пониженная жизнеспособность не являются серьезным препятствием для их размножения и практического использования.

Не менее существенные практические выводы из экспериментальных данных о частоте летальных мутаций следует сделать также работникам медицины, употребляющим Х-лучи для диагностических и терапевтических целей. Меллер и Тимофеев-Рессовский уже неоднократно отмечали в своих работах всю важность соответствующих мероприятий для защиты половых желез у лиц, имеющих дело с рентгеновскими и радиевыми лучами (облучающих и облучаемых). Приведенные же в настоящем исследовании данные застав-

ляют этот вопрос особенно заострить. Если принять во внимание, что, согласно исследованиям Patterson'a (1931) и Timofeeff-Ressovsky und Zimmer (1935), число возникающих при определенной дозе мутаций не зависит от того, будет ли эта доза дана в течение нескольких минут или растянута на десятки дней, то станет ясным, какое огромное число летальных изменений может аккумулироваться в половых клетках лиц, длительно соприкасающихся с источниками рентгеновских и радиевых лучей. Особенную осторожность надо, конечно, соблюдать при облучении с диагностическими и терапевтическими целями областей тела, непосредственно примыкающих к половым железам. В этом случае защищены должны быть только половые железы, так как опыты Mavor'a (1929) и автора (1935, 1937) показали, что лучистая энергия вызывает генетический эффект только при прямом воздействии на половые клетки и не через сому.

Небезинтересны также с медицинской точки зрения полученные нами данные об исчезновении сублетального эффекта при изменении внешних условий. В работах антропогенетиков приводятся все новые и новые случаи, когда самые различные заболевания у человека имеют генетическую основу. Не может быть никаких сомнений, что очень многие из них вызываются в различной степени летальными генами, подобными описанным нами выше для дрозофилы. Методы «лечения» наследственных заболеваний путем подыскания условий, в которых они не могли бы проявиться, все больше пропагандируются антропогенетиками. Полученные нами результаты лишний раз подтверждают теоретическую обоснованность этого метода.

Выводы

1. В настоящем исследовании произведено сравнение частоты мутаций в X-хромосоме *Drosophila melanogaster*, в различной степени понижающих жизнеспособность.

2. Наследственные изменения, в той или иной мере понижающие жизнеспособность, но не убивающие организм вовсе, в перенаселенной серии наблюдались в 44.4% облученных хромосом. Число таких вредных мутаций приблизительно в три раза превышает число полных леталей. Общее число изменившихся хромосом превышает 50%

3. При изменении (улучшении) условий развития культур (отсутствие перенаселения) часть летальных мутаций не проявляется, что показано сравнением числа мутаций различных категорий в перенаселенной и неперенаселенной сериях. Некоторые полные летали ведут себя при этом, как семилетали, а многие семилетали вовсе теряют свой эффект. В отсутствие перенаселения изменения, вызывающие понижение жизнеспособности, наблюдались в 28.9% культур, не содержащих полных леталей.

4. На основании полученных результатов высказывается сомнение в значении искусственного получения мутаций как метода, могущего

играть большую роль для создания новых хозяйственно-полезных сортов растений, а также подчеркивается важность защитных мероприятий для недопущения облучения половых желез у лиц, соприкасающихся с рентгеновскими и радиевыми лучами.

Институт генетики.
Академия Наук СССР,
Москва.

Поступило
25. X. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Керкис Ю. Я. О механизме генетического действия Х-лучей, Труды Института генетики АН. СССР № 11, 1937.
[2] Kerkis J., Does irradiation of the soma produce mutations in the germ-cells? Compt. Rend. Acad. Sci. de l'URSS, v. I, № 1, p. 55—61, 1935.
[3] Mavor J. W., The effect on crossing over and non-disjunction of X-raying the anterior and posterior halves of Drosophila pupae, Genetics, 14 : 129—159, 1929.
[4] Muller H. J., Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids, in a case of balanced lethal factors, Genetics, 3 : 422—499, 1918.
[5] Muller H. J., The problem of genetic modification. Verh. d. V. Intern. Kong. f. Vererb., I (Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb., Suppl. Bd. 1, 1928) : 234—260, 1927.
[6] Muller H. J. and Altenburg E., The rate of changes of hereditary factors in Drosophila, Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 17 : 10—59, 1919.
[7] Patterson J. T., Continuous versus interrupted irradiation and the rate of mutation in Drosophila, Biol. Bull., 61 : 133—138, 1931.
[8] Sapehin A. A., Рентгеномутации мягкой пшеницы Triticum vulgare. X-ray mutants in soft wheat, Bull. of Appl. bot. Genet. and Plantbreed., ser. II, № 9, p. 3—37, 1935.
[9] Timofeeff-Ressovsky N. W., Über die Vitalität einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei Drosophila funebris und ihre Abhängigkeit vom genotypischen und vom äussere Milieu, Z. ind. Abst. Vererb., Bd. 66, 1934.
[10] Timofeeff-Ressovsky, Auslösung von Vitalitätsmutationen durch Röntgenbestrahlung bei Drosophila melanogaster, Nachr. d. Gesel. d. Wissensch. Göttingen, Bd. I, № 11 : 163—180, 1935.
[11] Timofeeff-Ressovsky und Zimmer K. G., Strahlengenetische Zeitfaktorversuche an Drosophila melanogaster, Strahlenterapie, 52 : 134—138, 1935.

JUL. KERKIS. STUDY OF THE FREQUENCY OF LETHAL AND DETRIMENTAL MUTATIONS IN *DROSOPHILA*

Evidence was given by Muller in 1918 (also by Muller and Altenburg, 1919) that the majority of readily detectable mutations that arise spontaneously in *Drosophila* are lethal in their effect, and in 1927 that this is also true for the mutations produced by irradiation. On account of the ease of detection and the objectivity of determination of fully lethal mutations — those which make the organism quite unable to live to maturity — the method involving the determination of the frequency of lethals is widespread in present-day genetic practice, being used wherever comparisons must be made of the influence of different agents or of different stages and conditions of the germ cells in the production of mutations. It has long been thought, however, that in addition

to these fully lethal mutations there is also a large number of «physiological» mutations which do not kill completely (that is, in 100 per cent of cases), but which affect the viability to a lesser extent (see discussion by Muller, 1918). But despite the inferences concerning the existence of these sub-lethal, or, to use a more general term, merely «detrimental» mutations, having little or no detectable phaenotypic effect, there was until recently no direct evidence concerning the frequency of such mutations in comparison with the fully lethal mutations and with the visibles.

In Muller's well known paper of 1927 on mutations produced by X-rays it was shown that in addition to the lethals there was a «much smaller but still noteworthy number of «semi-lethals»... defining these somewhat arbitrarily as genes which ordinarily reduce the viability to about a half to ten per cent of the normal, and which, therefore, may often be mistaken for lethals in counts based on one culture». «Beyond the semi-lethals there was also no doubt that there had arisen, in the treated X-chromosomes, a rather abundant class of recessive mutant genes that produced only a slight reduction of viability».

Our present work (suggested to us by Dr. Muller) has had as its aim a quantitative comparison of the frequency of complete lethals with these mutations of lesser physiological effect which lower viability in different degrees. This work was begun in the fall of 1933 and required considerable preliminary testing out of methods, making of stocks, etc. We did not have an opportunity to give our full attention to the work until some months later when the first definitive result were obtained (see preliminary statement concerning our results made by Muller in his report to the International Radiological Congress in Zurich, July 1934). It happened that during the same time Dr. Timoféeff-Ressovsky was independently carrying out experiments of an essentially identical character in Berlin, which he has since published.

Method

(a) Scheme of crossing

Virgin females homozygous for X-chromosomes containing the gene for white eye and the long inversion associated with scute-8, were crossed with X-rayed males containing the gene scute-1 and the moderate sized inversion known as delta-49.

In the F_1 generation, virgin heterozygous females were crossed in individual cultures (that is one female to a culture) with scute-8 males containing the genes for Bar and for the allelomorph of white known as apricot eye (w^a). In the F_2 generation, virgin females containing the scute-1 delta-49 chromosome and the scute-8 Bar apricot chromosome, were crossed with scute-8 white males taken from the stock cultures of the latter. Two cultures, «a» and «b», of two flies were established from each culture of the preceding (F_1—F_2) generation.

These cultures were carried on in quarter litre bottles containing a standard amount of food prepared according to the optimal formula worked out by Offerman and Schmidt in our laboratory (see report by these authors in Drosophila Information Service, Nr 3, 1935). In culture «a», overcrowding was purposely produced, 24 females being introduced as parents, and from 25 to 30 males. In culture «b», on the other hand, only two females were introduced and from six to eight males. In both series the females were allowed to remain in the cultures for five days and were then discarded.

In all following generations (F_3, etc.) virgin females were obtained from each line that had received the scute-1 delta-49 chromosome from their mother and their other X-chromosome from their father, and these were crossed with males from stock cultures containing either scute-8 white or scute-8 Bar apricot, according to which of these chromosomes was not present in the heterozygous females. As may easily be seen from the scheme of crossing, the scute-8 white and the scute-8 Bar apricot chromosomes interchanged places in regard to their sex distribution in alternate generations, so that in every odd generation the males used carry scute-8 Bar apricot and the females scute-8 white, and in each even generation, the males carry scute-8 white and the females scute-8 Bar apricot. In each generation one culture of each line (either «a» or «b», whichever happened to be more convenient) served as the origin for the two cultures («a» and «b») of the next generation.

In each generation all males appearing were counted to determine the numbers bearing the delta-49 chromosome and the scute-8 white or the scute-8 Bar apricot chromosome. Owing to the presence of the two different inversions in the heterozygous females, and the topography of these inversions, practically no crossing over occurs between the two chromosomes of these females. Thus all these three chromosomes continue from generation to generation without changing their composition. Moreover any exceptions caused by non-disjunction are always recognizable and cultures containing secondary non-disjunction were avoided.

A series of control cultures were carried through quite parallel with the experimental cultures and in the same absolute numbers. The control flies would arise from precisely the same lot of original flies as the experimental. They were divided into crowded and not crowded (a and b) in the same way, and the food, temperature and all other conditions were kept as nearly identical as possible with those of the experimental lines. For the purpose of achieving the greatest possible objectivity including the same conditions for the counting of the two kinds of males in experimental and control cultures, this counting was so arranged as to always involve an alternation between the experimental and control sets, the count being made on one experimental culture, then on a control, then again on an experimental culture.

again on a control, etc., indefinitely in this way. This also ensured the counting of the same number of cultures of each kind.

(b) The establishment of the lines

In order to have both X-chromosomes of the original homozygous scute-8 white females identical, a single scute-8 white male was crossed with two virgin females, one containing a ClB chromosome and one having attached X's, with yellow. From the F_1 generation from the former cross a single female heterozygous for ClB and scute-8 white was taken and crossed with a single scute-8 white male from the F_1 of the latter cross. These two flies then both had their scute-8 white chromosome of the same origin, having received it from the same father. Among the offspring (F_2) of this pair, scute-8 white males and virgin homozygous scute-8 white females, were selected, and bred in 58 cultures containing a single pair each. The ratio of males to females was counted in these cultures and that one of the 58 in which the proportion of males was highest was used to furnish the material for all the experimental and control lines.

A similar method was used in order to ensure the genetic uniformity of scute-1 delta-49 and the scute-8 Bar apricot chromosomes employed, but here there was no necessity of obtaining homozygous females. Accordingly these were started by crossing of a single male of the kind in question to a yellow female with attached X's in each of 150 cultures in the case of each of the two kinds of chromosomes. That one of 150 cultures was used to furnish the material for the further work, in which the ratio of males to females was highest.

(c) Condition of irradiation

The treatment of the material was carried out partly in the Roentgen Laboratory of the All-Union Institute for Metrology and Standardization in Leningrad, partly in the Roentgen laboratory of our Institute. The conditions were: 50 KV, 5 mA, 1 mm aluminium filter, distance from the anti-cathode 15 cm. As one part of the work was carried out without a dosimeter and the dosage was measured by the time, the dose given in separate experiments could vary somewhat. However, in order to test the given dose, in nearly every experiment a part of the X-rayed males was crossed to ClB females for the observation of the effectiveness of the given dose, by the number of complete lethals, which were defined by the usual ClB method.

(d) Method of calculation of the number of mutations

As may be seen from the scheme of crossing, the ideally expected ratio of scute-1 delta-49 males to scute-8 white or scute-8 Bar apricot males is 1 : 1. When a change occurs in the X-rayed chromosome, which to some degree affects the viability, this ratio will be

altered, the deficiency of scute delta-49 males being greater, the more detrimental the effect of the new mutation. Contrariwise, if a mutation should arise which worked positively to raise the viability, under the conditions of culturing used, the deviation in the ratio would be in the opposite direction.

In all, 143 treated X-chromosomes have been investigated by this method of relative viabilities. In the case of 60 of these, the males were counted in only one generation (the F_3), and in the other 83 cases through several generations (at least three and in many cases as much as eleven). As in both these groups the data obtained were essentially the same we give the sum of the two together in our table. An average index of viability of the irradiated chromosome relatively to the other chromosomes was worked out for each line.

Since, as above stated, the controls were dealt with in the same way as the experimental lines, we may assume that the ordinary «determinate variations», that is, those neither caused by the X-ray treatment itself, nor by fluctuations of random sampling, but by accidental differences in cultural conditions, were quantitatively alike in each parallel series of experimental and control cultures. The formula used to calculate from the data of each control series the variance (σ_D^2) caused by this determinate variations, was as follows: $\sigma_D^2 = \sigma^2 - \varepsilon^2$. Here σ^2 is the total variance and is obtained by the formula: $\sigma^2 = \frac{\Sigma p^2}{n} - M^2$ where p is the proportion of sc-1 delta-49 flies in each culture, n is the number of cultures, and M is the arithmetic mean of the values of p in all the cultures of the series. ε^2 is the variance caused by random sampling and is calculated by the formula: $\varepsilon^2 = \frac{M(1-M)}{H}$, where H is the harmonic mean of the total count of flies per culture in all the cultures of the series. Having reckoned the determinate variance (σ_D^2) for all the series of control cultures («a» and «b» separately) we then reckoned the total variance which would be expected, in the absence of an X-ray effect, for each separate experimental line.

The deviation of the value of p actually found in the experimental line from the expected mean value (based on the parallel controls) was then compared with the (square root of the) total expected variance. When the former deviation exceeded this calculated standard deviation by three or more times, the result was regarded as significant and we assumed that there had been a real effect upon viability. In these calculations any cultures containing less than one hundred flies were excluded, but there were very few so small.

Results and discussion

The results of the observations of the number of lethals and semi-lethals in overcrowded and normally populated series, are given in

Table 1 (see Russian text). This shows that in the overcrowded series (a) of the experimental cultures, the number of mutations inducing a statistically significant decrease of viability is 1.4 times the number of complete lethals and constitutes 16.7 per cent of the total number of the non-lethal cultures. Beside this percentage of 16.7 «statistically significant» detrimental mutations, there are a considerable number which remained insufficiently apparent, having not individually given a statistically significant difference as compared with the control, due to the insufficient accuracy of the method applied. The existence of a comparatively high number of such weakly influencing mutations is confirmed by the fact that the number of lines (not including the 16.7 of statistically significant lines) in which the mean percentage of males containing the X-rayed chromosome shows a negative deviation from the mean ratio of the control, in the overcrowded series of cultures, is twice as high as the number of positive deviations.

Theoretically the number of positive and negative deviations in the normal deviation range must be equal. We can, therefore, assume that out of the 70 negative deviations, only about one half can depend on casual conditions, the decrease of viability in the other half being conditioned by heredity. In this way we may reckon that mutations reducing the viability of the organism (excluding complete lethals) were to be observed in 56 cultures, that is in 44.4 per cent of all the cultures not containing any complete lethals. It must also be taken into consideration that according to this method of reckoning, the number of observed genetic minus deviations from the mean value of the control is subject to diminution, because the right part of the curve inevitably involves a part of the hereditary minus deviations; these were registered by us as positive because the error of sampling happened to raise their observed value above that in the control [1]. We must leave out of account, in all our reckoning, the influence on the curve of possible positive variations of a hereditary nature, i. e., those that raise the viability, since in view of their exceeding rarity, their influence is not measurable in our work. All in all, then, mutations influen-

[1] Another method of reckoning, which would avoid this particular difficulty is to superpose the control and experimental curves of viability distribution (consisting of equal numbers of cultures, i. e., equal areas in the case of each pair of series) upon each other, and then to count as due to detrimental mutations of genetic origin all parts of the experimental curve which fall outside of the control curve; this would give us a very similar value to that above obtained. It too is subject to a very considerable probable error, especially since each part of the experiment (each pair of series) must be dealt with separately in this way. We have not given the details of the results by this method, since it also fails to catch the full per cent of detrimental mutations. The reason it fails is because, in partial compensation for those detrimental mutations which have become displaced from a given position on the curve to a lower one (i. e., to a position representative of lower viability) there are others, which have become removed to the given position on the curve from a higher one, and these will not be counted as falling outside the curve representing the control values and will hence fail of detection by this method.

cing the viability (including complete lethals) have arisen in more than half of the treated X-chromosomes under the influence of the given doses of X-rays.

Let us now consider the corresponding data for the experimental series of cultures which developed without overpopulation («b» series). As shown in the table, the completely lethal effect of four mutations under conditions of overcrowding became semi-lethal or merely detrimental under different environmental conditions causing a reduction of the number of complete lethals in this series of experimental cultures. The effect of the change in environmental conditions connected with the absence of overcrowding in the cultures, is especially noticeable in the decrease of the number of semi-lethals and detrimentals. We can see that more than a half of the «statistically significant» semi-lethals and detrimental (11 out of 21) fail to be such in the new environmental conditions. In five of these mutations every trace of the detrimental effect has disappeared and six mutations have passed from the category of «statistically significant» to the category of more or less great minus deviations from the standard value of the control. Similarly, under the conditions of absence of overcrowding, only 25 minus deviations from the mean value are manifested out of 35 probably hereditarily conditioned deviations, in the remaining ten stocks no decrease of viability being observed. Therefore, hereditary decrease of viability was observed in 44.4 per cent of cases in the condition of overcrowding, and in the absence of overcrowding the reduced viability was noticed only in 28.9 per cent of cultures, the other mutations being without manifestation. We thus see that the environmental conditions in which the development of the organism takes place, are sometimes a decisive factor, determining the possibility of the realization of the genetic changes influencing the viability. It is very probable that the number of mutations arising which reduce the viability was greater, but a part of them under the conditions of our experiment was not sufficiently manifested, and therefore remained unnoticed, as the degree of overcrowding used and the deterioration in the conditions of development connected with it was not at its maximum.

In connection with the occurrence of such a large number of mutations reducing the viability, the question arises as to the possibility of obtaining mutations by means of X-rays, which influence the viability not in a negative but in a positive way. This question acquires particular importance in connection with a widely held, and to a great extent, a just opinion, that the X-ray mutations as well as the greater part of the spontaneous ones, are mostly negative from the biological point of view. There is nothing peculiar in this, if we consider that every organism is a very complicated system of hereditarily conditioned chain-reactions, the balance and harmony of this system having been worked out during the long period of the evolution of the given species. That is why, considering the undirected nature of the mutation

process, it is highly probable that the casual change of one of these links (such as occurs when a mutation arises) will rather disturb the harmony of this system than improve it. We may therefore assume that «positive» mutations also may arise, but that their frequency is many times lower than that of «negative» ones, this being equally true of both spontaneous mutations and mutations induced by means of different agents under laboratory conditions. Actually, in the recently published investigation of Timofeeff-Ressovsky (1935) which makes an attack upon the same problem as the present paper, two cases are reported, of the arising of mutations with no phaenotypical effect, but which increase the viability of the organism under the given conditions. It is necessary to point out that the conception of biological «advantageousness» or «disadvantageousness» of any mutation is very relative, because what is harmful under some conditions can be useful or indifferent under others. Such change in the biological value of separate mutations is clearly demonstrated in the works of Timofeeff-Ressovsky and of other authors.

It was shown by Timofeeff-Ressovsky that sometimes two hereditary alterations, each of them separately more or less reducing viability, when combined do not produce any negative effect. It is not unexpected that such negative mutations should be found which, when combined, and kept under the same environmental conditions, turn out to be not only biologically indifferent but even useful, because modern genetics knows many examples of two genes with a more or less similar phaenotypical action giving in combination a qualitatively quite different effect.

The fact of the predominance of invisible detrimental and of lethal mutations over visible ones gives rise to questions concerning the rôle of mutations in evolution. Since in the spontaneous mutation process, the greater part of mutations are found to reduce the viability to a certain extent, some doubts have been entertained concerning the rôle of the mutation process, as the only provider of the new hereditary material with which natural selection has to deal in the evolution of living matter, and which leads to such a wonderful adaptation of the organism to the conditions of its existence. It seems to us that the data obtained do not lessen the evolutionary significance of mutations. We have already mentioned above that a considerable predominance of biologically negative mutations is to be expected, a priori. Estimating the rôle of mutations in evolution, we must take into account the exceedingly great length of time necessary even for the smallest evolutionary changes. It is usually so great that during its course, even the rare progressive alterations in genes may be frequent enough to give sufficient material for selection. If we take into consideration the extreme variety in the environment and the wide possibility of recombination of different mutative alterations in crosses (as well as the position effect and pleiotropism), as a result of which the

manifestation of the gene may change, it will become evident that even those mutations whose primary action is a biologically negative one, may play a positive rôle in the course of the evolution process.

The above facts and discussion allow us to draw some practical conclusions. Until recently there existed (and there may perhaps still exist) in most of our institutions for practical genetics and selection, a predilection for the artificial induction of mutations, as the method of creating useful new races of agricultural plants. There even appeared a new expression «X-ray selection». But all attempts at governing the processes of artificially inducing mutation, in the sense of finding methods for obtaining gene-mutations influencing definite characters, or even in the sense of changing the ratio of lethal and visible gene-mutations, in favor of increasing the latter category, as yet have given no positive results. Proceeding from theoretical premises, we have no ground to expect that this will become possible, before the time when we shall be able to know the exact physical and chemical structure of separate genes. The possibility of detecting such influences as will induce different chromosomal aberrations in preference to gene-mutations, is quite another matter. This problem may be solved in the near future and the position effect of some of these aberrations may be made use of. However, in this instance also, we must consider all the numerous possible effects, the greater part of which will probably be biologically negative.

Theoretical considerations, confirmed by the experimental data of modern genetics, allow us to conclude that the method of artificial induction of mutations by means of X-rays and other agents can in fact be used to give practically valuable physiological mutations, but that this can usually be accomplished only if the descendants of the treated individuals are subjected to the influence of some unusual agents or conditions that kill or render inviable the greater part of them, so that only those organisms are allowed to develop which have proved to be specially fitted to these new conditions, owing to their possession of a particular type of hereditary change. Through an experiment adequately conducted in this way, it would probably be possible to select some interesting forms, but the scale of such experiments would have to be so vast that not every institution could take this job. Therefore we share the opinion of Stadler (1929) and of Sapegin (1934) that first of all, the method of obtaining mutations by artificial means should be used in the selection of vegetatively propagating plants for the obtaining of somatic mutations. In this case, neither the sterility of the mutants and chromosomal aberrants obtained, nor their reduced viability would be serious a drawback for their multiplication and practical use.

Medical workers, using X-rays for diagnostic and therapeutic purposes, can draw no less important practical conclusions from the experimental data concerning the frequency of different types of mutations.

Muller and Timofeeff-Ressovsky have already frequently pointed out in their works, the importance of proper measures for the protection of the reproductive organs of persons who have to be exposed to X and radium rays, both for the workers with radiation and the patients. The data referred to in this investigation must fix attention on this question. If one takes into account that, according to the investigations of Patterson (1931) and of Timofeeff-Ressovsky and Zimmer (1935), the number of lethal mutations arising under the influence of a given dose of X-rays does not depend on this dose being given within a certain length of time, it is the same no matter whether the treatment was concentrated into a few minutes or spread out over several weeks, it will then become evident what an enormous number of detrimental mutations can be accumulated in the germ cells of people who are continually in touch with the sources of roentgen and radium rays. Special care must therefore be taken, during treatment for either diagnostic and therapeutic purposes, of those parts of the body in which the gonads lie. For this purpose, however, (leaving out of account the possible production of cancer, leucomia, etc. in the person directly exposed) only the reproductive organs require this protection, as Mavor's experiments on crossing over and our own (Kerkis, 1935 and 1937) on the production of mutations have shown that radiant energy induces its genetical effects only through a direct influence on the germ cells and not by way of the somatic cells.

The data obtained by us concerning the phaenotypic disappearance of some of the detrimental effects with change of the external conditions are also of interest from a medical viewpoint. The work of antropogeneticists is providing more and more instances of diverse maladies of man which are genetically conditioned. There can be no doubt that a great many of them are caused by genes which are only to some degree lethal, similar to those which we have described above and termed «detrimental» in the case of *Drosophila*. The finding of methods of «treatment» of such hereditary diseases, i. e., of the suitable conditions, under which the mutant genes concerned are unable to manifest themselves, must form much of the subject matter of medical geneticists.

The results above obtained confirm once more the genetic soundness of this principle.

Conclusions

1. In the present investigation a study was made of the comparative freguency of mutations in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*, affecting viability in different degrees.

2. Hereditary changes reducing the viability to some extent, but not inevitably killing the organism, were observed in 44 per cent of the treated X-chromosomes of the «crowded» series. At the same time per cent of complete lethals were produced. Thus the ratio of merely

«detrimental» mutations observed to lethals was about 3 : 1, and the total number of mutated X-chromosomes exceeded 50 per cent.

3. With alteration (improvement) of the conditions of development (the absence of overcrowding) it is probable that a part of the lethal mutations is not manifested. This is indicated by a comparison of the numbers of mutations of different kinds obtained in the overcrowded and not overcrowded series. We conclude that under conditions of overcrowding, some of the complete lethals behave like semi-lethals, while some semi-lethals fail to show their effect at all. In the absence of overcrowding, changes inducing a decrease of viability were observed in 28.9 per cent of the cultures containing no complete lethals.

4. On the ground of the results obtained, the opinion is advanced that significance of the artificial obtaining of mutations as a method of creating new agriculturally useful races of plants is very limited.

The importance of preventative measures to guard against irradiation the reproductive organs of people who are exposed to roentgen and radium rays, is also emphasized.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. А. ПРОКОФЬЕВА-БЕЛЬГОВСКАЯ

ИНЕРТНЫЙ РАЙОН В СУБТЕРМИНАЛЬНОЙ ЧАСТИ Х-ХРОМОСОМЫ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

(*Представлено академиком* Н. И. Вавиловым)

Исследование строения левого конца Х-хромосомы и поведения его при конъюгации в слюнных железах личинок rst^2, $\widehat{YY}$, а также и у нормальных мух обнаружило присутствие инертного района между локусами sc и w в сегменте 2B. Таким образом инертные районы оказываются расположенными не только непосредственно вблизи точки прикрепления нити веретена и на дистальных концах хромосом, но входят также в состав их средних частей.

Исследование строения инертных районов хромосом в слюнных железах *Drosophila melanogaster* обнаружило отсутствие резких отличий их структуры от структуры районов эухроматических (Фролова, 1936; Прокофьева, 1935, 1937). Основными элементами строения тех и других являются хромонемы и хромиоли. Наблюдаемые цитологические различия обусловливаются прежде всего нарушением нормальной конъюгации хромонем в пределах инертного района одной хромосомы, благодаря конъюгации между собою самых проксимальных районов негомологичных хромосом. В отличие от *D. pseudoobscura* (Bauer, 1936) хромиоли инертных и активных частей хромосом у *D. melanogaster* имеют одинаковое строение.

Исключительное свойство локусов инертных районов конъюгировать между собою независимо от возможного изменения их положения в результате различных хромосомальных аберраций позволило установить присутствие инертных районов не только на проксимальных концах, но и на дистальных концах всех хромосом *D. melanogaster* (Прокофьева, 1937).

В краткой заметке, вышедшей в конце 1936 г. в отчетах Carnegie Institution of Washington, к сожалению, только теперь нами полученной, Бриджес высказал предположение, что силы притяжения гетерохроматических участков проксимальных концов хромосом друг к другу, возможно, идентичны силам притяжения дистальных концов к гетерохромомерам. Наше исследование строения и поведения дистального конца Х-хромосомы в линиях w^{mt}, самок $\widehat{XXY}$, так же,

как и у нормальных самцов и самок, привело нас к такому же заключению (Прокофьева-Бельговская, 1937).

Путем прямого наблюдения строения дисков и их поведения при конъюгации мы обнаружили, что наиболее дистальная часть левого конца Х-хромосомы — диски 1А 1, 2, 3 — представляет собою инертный район. Указанные диски конъюгируют с инертными районами проксимальных концов, обнаруживая сходство с ними как в строении, так и в поведении. Дальнейшее исследование инертных районов у ряда линий обнаружило новые факты, предварительным сообщением о которых и является настоящая работа.

Объектом исследования служил район 2В (XL) у различных линий *D. melanogaster*. Этот район, характерный для левого конца Х-хромосомы, представляет собою сильное расширение хромосомы, называемое «бульбусом», и содержит, согласно карте Бриджеса, шесть хромиольных дисков, не отличающихся по своему строению от дисков эухроматической части Х-хромосомы. Офферман специально исследовал строение данного района (Offermann, 1936) и на основании ряда прямых цитологических наблюдений над поведением дисков бульбуса при конъюгации хромосом пришел к выводу, что район 2В содержит в себе симметричную дупликацию двух-трех дисков, элементы которой расположены в прямом и обратном порядке: *c—d—e—e—d—c*. Конъюгация гомологичных элементов дупликации происходит раньше, чем конъюгация гомологичных хромосом между собою, поэтому в диплоидной хромосоме район 2В и представляет собою расширение, образованное сконъюгированными между собою хромонемами дупликаций каждой из гомологичных хромосом.

Мое исследование данного района показало, что в ряде случаев не только у самок, но и у самцов в районе 2В наблюдается описанная Оффераном конъюгация дисков бульбуса, которую можно объяснить лишь наличием в данном районе симметричной дупликации.

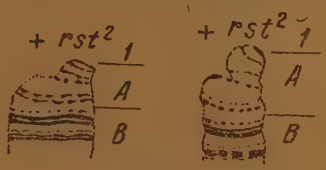
Дальнейшее исследование обнаружило, что район 2В обладает теми же свойствами, какие имеют инертные районы 20В2CD (проксимальный) и 1А 1, 2, 3 (дистальный).

Как было указано Демерецом (Demerec, 1936), район 1А 1, 2, 3 часто отрывается, и самцы с нехваткой по этому району оказываются жизнеспособными. В некоторых из изученных мною линий, в том числе и у нормальных мух, я обнаружила, что этот район в хромосомах многих ядер часто отсутствует, в то время как в линиях rst^2, $\widehat{YY}$ и др. он всегда присутствует полностью. Эти линии и послужили мне материалом для изучения поведения района 2В (фиг. 1)[1]

[1] Все фигуры выполнены с рисовальным аппаратом Аббе, при объективе 2 mm и компенсационном окуляре К20 × Цейса

Левый конец Х-хромосомы у самцов rst^2 представляет собою сильно скомканную структуру. Исследование ее обнаружило, что самый дистальный конец хромосомы неизменно бывает притянут к бульбусу, благодаря чему весь район 1ABCDEF, 2B согнут в кольцо (фиг. 2).

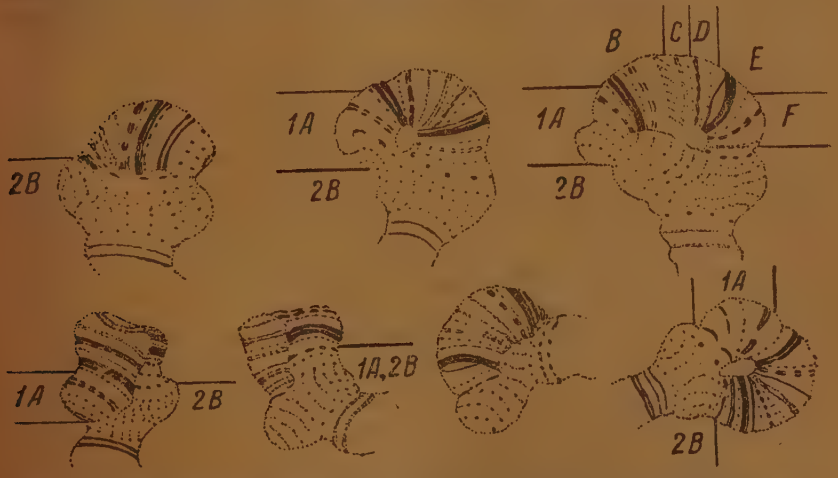
После детального анализа всей структуры можно было выяснить, что кольцеобразное строение дистального конца Х-хромосомы ♂ rst^2 зависит от конъюгации между дисками 1A 1, 2, 3 и хромомерами района 2B. Как уже отмечалось и Офферманом, бульбус у Х-хромосом самцов имеет сильно диффузное строение, обусловленное, возможно, общим ослаблением конъюгационных свойств хромосом самца. В описываемом же случае эта диффузность строения района 2B особенно велика, так как к конфликту сил притяжения, обусловленному наличием дупликации, присоединяется притяжение района 2B к району 1A 1, 2, 3.



Фиг. 1. Строение левого конца Х-хромосомы у гетерозиготных самок rst^2. Хромосома rst^2 имеет район 1A 1,2,3, отсутствующий у ее нормального партнера

Fig. 1. Structure of the XL in females heterozygous for rst^2. The rst^2 chromosome has the region 1A 1,2,3, which is absent in its normal partner. (All the figures were drawn with the help of the camera Abbé, using Zeiss 2 mm objective and ocular K20×)

Многие случаи исследовать было вообще невозможно, так как весь конец Х-хромосомы до района 3A2 иногда представлял собою сильно сжатую в комок структуру, идентифицировать отдельные диски в которой было невозможно.



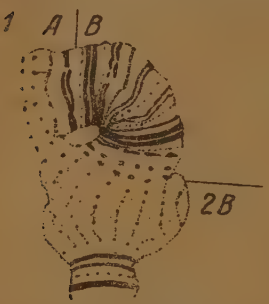
Фиг. 2. Строение левого конца Х-хромосомы у самцов rst^2. Инертный район дистального конца 1A 1,2,3 конъюгирует с инертным районом 2B

Fig. 2. Structure of the XL in rst^2 males. The distal inert region 1A 1,2,3 conjugates with the region 2B

Описанное явление конъюгации дисков бульбуса с дистальным концом Х-хромосомы происходит лишь в тех линиях и ядрах, где

район 1А 1, 2, 3 не теряется. У самок конъюгация районов 1А 1, 2, 3 и 2В хотя и наблюдается, но очень редко (фиг. 3). Последнее объясняется, возможно, тем, что у самок диплоидное состояние районов 1А 1, 2, 3 и 2В затрудняет их дальнейшую конъюгацию, тогда как у самцов, где эти районы гаплоидны, этого препятствия к их конъюгации нет.

Конъюгация дисков района 1А 1, 2, 3, которые, как я показала (Прокофьева, 1937), состоят из хромомер инертного района (гетерохромомер), с районом 2В показывает, что и этот последний, будучи по свойствам притяжения гомологичным району 1А 1, 2, 3, также является инертным. Однако он расположен не на одном из концов хромосомы, но вставлен между эухроматическими частями. Данные Оффермана, касающиеся конъюгации дисков внутри бульбуса, согласуются с моими наблюдениями. Как я уже писала, свойства инертных районов, проявляющиеся при конъюгации, заставляют предполагать, что последние содержат в себе многочисленные дупликации (мультипликации). Обнаруженная Офформаном в бульбусе дупликация есть дупликация инертного района.



Фиг. 3. Конъюгация районов 1А 1.2.3 и 2В у гетерозиготных самок ♀ 49

Fig. 3. Conjugation of the regions 1A 1.2.3 and 2B in heterozygous ♀ 49 females

Повидимому, не все локусы инертного района идентичны между собою. Весьма вероятно, что отдельные локусы обладают специфическими, только им присущими свойствами и среди них имеется, возможно, дифференциация, сходная с наблюдаемой между локусами эухроматических частей хромосом.

Вопрос о том, является ли инертный район 2В структурой хромосомы первичного порядка, каковыми, повидимому, являются инертные районы, связанные с дистальным концом хромосомы и с точкой прикрепления нити веретена, или же инертный район, заключенный между эухроматическими частями Х-хромосомы, есть структура вторичного порядка, являющаяся результатом каких-то хромосомальных аберраций, остается открытым. Во всяком случае эта структура возникла в роде *Drosophila* еще до расхождения видов *D. melanogaster* и *D. simulans*, так как она наблюдается у них обоих.

Наблюдения показывают, что инертный район 2В не является единичным примером «внутреннего» инертного района. Дифференциация частей инертных районов и их локализация в средних частях хромосом является предметом нашего ближайшего исследования.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.

Поступило
22.IX. 1937

ЛИТЕРАТУРА

[1] Прокофьева-Бельговская А. А., К вопросу о строении хромосом в слюнных железах *Drosophila melanogaster*, Изв. Академии Наук СССР, № 2, Bull. de l'Ac. Sci. de l'URSS, № 2, 1937.

[2] Прокофьева-Бельговская А. А., Инертные районы на дистальных концах хромосом *Drosophila melanogaster*, Изв. Академии Наук СССР, № 4, Bull. de l'Ac. Sci. de l'URSS, 1937.

[3] Фролова С. Л., Структура ядер в слюнных железах некоторых видов *Drosophila*, Биол. журн., т. V, № 2, 1936.

[4] Фролова С. Л., Структура и форма хромосом слюнных желез, Биол. журн. т. VI, № 3, 1937.

[5] Bauer H., Structure and arrangement of salivary gland chromosomes in *Drosophila* species, Proc. Nat. Acad. of Sci., vol. 22, № 4, 1936.

[6] Demerec M. and Hoover M. E., Three related X-chromosome deficiencies in *Drosophila*, J. of Heredity, vol. 27, № 5, 1936.

[7] Morgan T. H., Bridges C. B. and Schultz J., Constitution of the germ plasm in relation to heredity, Carn. Inst. of Washington Year Book, № 35,289—297, 1936.

[8] Offermann C. A., Branched chromosomes as symmetrical duplications, J. of Genetics, vol. XXXII, № 1, 1936.

A. A. PROKOFYEVA-BELGOVSKAYA. THE INERT REGION IN THE SUBTERMINAL PART OF THE X-CHROMOSOME OF *DROSOPHILA MELANOGASTER*

The study of the structure of inert regions in the salivary gland chromosomes of *Drosophila melanogaster* has shown that there is no sharp difference between their structure and that of the euchromatic regions (Frolova, 1935; Prokofyeva-Belgovskaya, 1935, 1937). The fundamental constituent elements of both of them are chromonemata and chromiols. The observed cytological differences depend chiefly upon the disturbance of a normal conjugation of chromonemata in the inert region of each given chromosome, caused by a conjugation of the most proximal parts of all the chromosomes with one another. In distinction from *D. pseudoobscura* (Bauer, 1937) the chromioles of the inert region of the chromosomes of *D. melanogaster* have the same structure as those of the euchromatic region. The peculiar capacity of the loci of the inert regions to conjugate with one another, irrespective of the position they can occupy following different chromosome breakages and reattachments, allowed to prove the existence of such regions not only in the proximal ends of all the chromosomes, but in all distal ends as well (Prokofyeva-Belgovskaya, 1937).

In a short note which appeared in the Carnegie Institution of Washington Year Book in the end of 1936, but, unfortunately, riched us only recently, Bridges suggested that the attractive forces operating between the heterochromatic regions of the proximal ends of chromosomes and the forces of attraction of the distal ends to the heterochromatic parts of chromosomes are probably identical. Our study of the structure and behavior of the distal end of the X-chromosome in w^{mt} and $\widehat{XXY}$ stocks, as well as in normal females and males led us to the same conclusion (Prokofyeva-Belgovskaya, 1937). A direct observation of the structure of discs and of their behaviour in conjugation showed us that the most distal part of

the left end of the X—the discs 1A 1, 2, 3—is inert. These discs conjugate with the inert regions of the proximal ends of chromosomes and are similar to them in respect to their structure and behaviour. Further investigation of the inert regions in a number of stocks yealded new facts and the present article is a preliminary communication of them.

The region 2B (XL) in different stocks of *Drosophila melanogaster* was the object of our investigation. This region is very characteristic for the XL. It is represented by a conspicious enlargement of the chromosome, called the «bulb». According to Bridges'map it comprises six discs composed of chromioles. These chromioles do not differ from those of the euchromatic region. Offermann made a special study of that region (Offermann, 1936) and on the basis of direct cytological observations concluded that the region 2B involves a symmetrical duplication of 2 or 3 discs, and that one of the two identical regions is arranged in respect to another in an inverted fashion: *c—d—e—e—d—c*. My study of this region has shown that in a number of cases one can see both in the females and in the males a conjugation of discs in that region similar to that described by Offermann, which can be explained only by a presence of a duplication. A further investigation showed that the region 2B has the same peculiarities as the inert regions 20B2CD and 1A 1, 2, 3.

As it was shown by Demerec (1936), the region 1A 1, 2, 3 breaks often off and the males deficient for it are viable. According to my own data, in some of the stocks investigated, including the normal flies, a deficiency for that region is often present in a number of nuclei, while in other stocks as for example in $\widehat{YY}$, rst^2 etc. the region in question is always present. The latter stocks have constituted the material which I used for the study of the behavior of the region 2B (fig. 1 — heterozygous rst^2).

The left end of the X-chromosome in rst^2 males has a very irregular shape. The study of its structure has shown that the very distal end of the chromosome is constantly drawn to the bulb, thus forming a ring, which involves the whole region 1ABCDEF2B (fig. 2).

A detailed analysis of the whole structure has shown that in rst^2 males the ringshaped structure of the distal end of the X-chromosome is caused by a conjugation of the discs 1A 1, 2, 3 with the chromomeres of the region 2B. As was already pointed out by Offermann (1936), the structure of the bulb in males is very diffuse and this is possibly due to the general weakness of the forces causing conjugation of chromonemata in males. In a given particular case, this general weakness of conjugation is combined with a conflict of the forces of attraction of homologous loci in the two duplicated regions to one another and simultaneously to the region 1A 1, 2, 3.

In many cases the study of the left end of the X was practically impossible, because it represented a ring of a very condense structure in which separate discs could not be identified.

The just described conjugation of the discs of the bulb with those of the distal end was observed only in stocks and nuclei in which the region 1A 1, 2, 3 is not lost. In females the conjugations of the regions 1A 1, 2, 3 and 2B, though occurs (fig. 3), is very rare. This can be explained by the fact that in the females the regions 1A 1, 2, 3 and 2B are in a diploid condition hindering the possibilities of their conjugation with one another, while in males these regions are haploid and conjugate more freely.

The conjugation of discs of the region 1A 1, 2, 3, which I have shown (Prokofyeva-Belgovskaya, 1937) to be made up of chromomeres of the inert region (heterochromomeres), with those of the region 2B, shows that the latter, being in its property of attraction homologous to the former, is also inert. But this inert region, instead of occupying a terminal position, is inserted between two euchromatic regions. Offermann's data concerning the structure of the discs in the bulb are in agreement with my own observations. As I have already pointed out, the properties of the inert regions, as manifested by their conjugation capacity, suggest that they involve a number of duplications (multiplications). The duplication found in the bulb by Offermann must be somehow related to the inert nature of that region. Presumably not all the loci of the inert regions are alike, but there is a differentiation among them, more or less similar to that of the euchromatic regions of chromosomes.

The question whether the inert region 2B is one of the primary features of chromosome structure, as the inert regions located in the distal ends and near the spindle fibre attachements presumably are, or this region inserted between two euchromatic parts of the X-chromosome is a secondary structure resulting from some chromosomal rearrangement, remains open. In any case the appearance of that structure in the genus *Drosophila* must have precedeed the divergence of the species *D. melanogaster* and *D. simulans* as the bulb is characteristic to both of them. The observations show that the region 2B is not the sole example of an interstitial position of the inert region, but a more detailed consideration of that question we shall give in our next communication.

Institute of Genetics.
Academy of Sciences of the USSR.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Н. Я. КУЗНЕЦОВ

АРКТИЧЕСКАЯ ФАУНА ЕВРАЗИИ И ЕЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ

(преимущественно на основе материала по чешуекрылым)

(*Представлено академиком* С. А. Зерновым)

Фауна беспозвоночных и, в частности, насекомых является материалом наиболее пригодным для зоогеографических суждений. Тундровой ландшафт, равно и систематический состав его фауны, не дают возможности точно охарактеризовать фауну арктической Евразии и тем более указать место ее образования. Статистико-картографические данные и косвенные соображения позволяют выводить эту фауну из древнего Ангарского континента и считать ее в Арктике в значительной мере автохтонной.

Настоящая заметка представляет собою сильно сокращенное и схематизованное изложение выводов из обширной и документированной всеми необходимыми материалами и цитатами статьи автора, которая печатается одновременно в пятом томе «Трудов Зоологического института Академии Наук» за 1937 г. В виде тезисов из доклада с одноименным заглавием те же выводы были опубликованы автором в «Тезисах докладов совещания по зоологическим проблемам» 1936 г.

Необходимость и даже спешность изучения природы арктических пространств подсказывается прежде всего тем вниманием, которое обращено на Арктику правительством Союза, теми успехами в ее освоении, которые уже достигнуты, и теми перспективами, которые в арктических странах перед нами развертываются.

Однако изучение жизни Арктики можно назвать ныне только начатым и находящимся, в частности в отделе зоологии, лишь в первоначальной стадии регистрации и инвентаризации населения. Особенно недостаточно известно сухопутное и пресноводное население Арктики из беспозвоночных животных, среди которых первое место по численности видов бесспорно занимают насекомые. Сводные сведения по фауне Арктики в советской и русской литературе отсутствуют, так что зоогеограф пока вынужден прибегать к иностранным сводкам, далеко не полным и не совершенным.

Область Арктики понимается различно. Естественнее всего принять под этим термином комплекс стран, занятых тундрой и лесо-

тундрой, с причислением к последней северной полосы угнетенного леса таежного пояса.

Растительный мир Арктики характеризуется более или менее выраженным тундровым характером: преобладанием наряду с лишайниками и мхами мелких кустарников и многолетников с коротким вегетационным периодом. Эта растительность обнаруживает родство с высокогорным типом растительности, а также с растительностью болотной и лесной; точно так же нельзя отрицать ее связей с формами степными и горно-степными. Флора тундры есть сильно обедненная формация аркто-третичной флоры и результат метаморфоза северной третичной растительности; она сохранилась вплоть до весьма высоких широт даже так называемой ледяной зоны Арктики.

Характеристика арктической фауны в общем отсутствует; обычно ее описывают как обедненную фауну Палеарктики и имеющую недавнее, послеледниковое происхождение. Объем сухопутного и отчасти пресноводного населения Арктики по современным крайне неполным данным исчисляется уже в пять с половиной тысяч видов; реально существующий его объем позволительно оценить числом, наверное, втрое большим.

Сухопутные млекопитающие, в количестве около 10 видов, слишком немногочисленны для выводов об их происхождении; связи песца и грызунов-пеструшек не исключают возможности искать места их происхождения в южной Сибири и Центральной Азии; олень принадлежит, скорее, к группе, пришедшей из Америки. Оседлых в Арктике и истинно ей принадлежащих птиц также очень мало, не более 7 или 8 видов; остальная масса птиц, посещающих Арктику лишь на весьма краткий летний сезон, трудно поддается зоогеографическому обсуждению. Некоторые орнитологи склонны приписать историческое происхождение и формирование фауны птиц Арктики в областях крайнего северо-востока современной Азии и в гипотетической Берингии, не отклоняя, впрочем, мысли о связях авифауны с населением южной Сибири и Центральной Азии. Пресмыкающиеся и земноводные в Арктике практически отсутствуют. Пресноводные рыбы представлены очень небольшим числом видов, особо ограниченным в бассейнах западно-сибирских рек. Фауна пресноводных и сухопутных моллюсков Арктики исследована крайне недостаточно, хотя несомненно, что она находится в состоянии сильной депрессии.

Насекомые представлены в Арктике большим числом видов и их разнообразием. Особенно богато выражены отряды двукрылых, перепончатокрылых, жуков и бабочек. Среди первых много эварктов (т. е. видов, приуроченных исключительно к арктическим широтам и не встречающихся нигде более) даже на самых негостеприимных островах Ледовитого океана. Среди перепончатокрылых численно преобладают паразитические формы и слабо выражены, кроме се-

мейства шмелей, группы пчелиных и муравьев. Жуки представлены преимущественно плотоядными группами. Бабочки богаты по систематическому составу и содержат также значительное число эварктов; по составу и происхождению фауна их тяготеет к умеренным странам восточной Сибири, Монголии, северного Китая и, возможно, далее к югу до Тибета, т. е. к древнему Ангарскому щиту первичного поднятия Азии. Полужесткокрылых и прямокрылых в Арктике крайне мало; в ней они находятся на рубеже возможного существования. Отряды насекомых, связанных с пресной водой, особенно стрекозы, представлены также бедно, но пока еще слишком слабо исследованы. Наоборот, богата формами фауна ногохвостов, дальнейшее изучение которой, несомненно, даст важные зоогеографические заключения. Только что сказанное применимо и к фауне пауков, содержащих в Арктике большое число эндемических видов.

Из других групп сухопутных и пресноводных беспозвоночных, вообще недостаточно изученных, привлекают на себя внимание малощетинковые черви и коловратки с большим числом видов, почти не обладающие эндемичными формами, и особенно ресничные черви с большим их списком и выдающимся числом эварктов. Эта последняя группа при дальнейшем зоогеографическом изучении должна дать для характеристики и истории арктической фауны решающие сведения.

Несомненно, что приуроченность арктической фауны к климатическим и ландшафтным условиям высоких широт указывает на ее давнюю к ним адаптацию. Однако вопрос, не представляет ли фауна Арктики специальной фауны тундры, должен быть решен отрицательно: физиологический механизм указанной адаптации неизвестен и, очевидно, для разных форм организмов разнообразен; наличные физиолого-экологические сведения исчерпываются первичной констатацией простейших наблюдений. Более или менее неоспоримо только одно: температурные условия Арктики вовсе не являются первопричиной состава ее фауны, и этот состав в первую очередь зависит от биоценотических связей питания, базирующихся на растительном мире с его зависимостями прежде всего от условий освещения. Объединение арктической фауны в одно экологическое целое, равно как и терминологическое отождествление ее с фауной тундры, невозможны; специфические особенности организма, которые при адаптации к арктическим условиям жизни объединяли бы весь комплекс арктической фауны, физиологически не установлены и едва ли существуют реально. Экологический анализ при современном положении дела совершенно не дает опоры для подобного установления и объединения.

На следующий вопрос, не представляет ли арктическая фауна, хотя бы в ее отдельных частях, некоторого объединения, выраженного в систематических представлениях, т. е. нет ли в ней следов групповой адаптации к специфическим условиям Арктики, также

может быть дан только отрицательный ответ: фауна Арктики систематически чрезвычайно разнохарактерна и заключает во всех своих отделах группы генерализованные или примитивные рядом с группами специализованными или высшими; случаи замеченного преобладания тех или иных систематических групп объясняются преимущественно экологическими связями питания, и ни одна из систематических групп животных не может быть названа специальным продуктом Арктики в результате приспособления к ее условиям. Сложность фауны Арктики указывает лишь на то, что она является остатком былого разнообразия.

Остающиеся в распоряжении исследователя методы географо-статистический и геолого-исторический, с присоединением к ним всех экологических и биоценологических соображений, являются пока единственными способами решения вопросов о составе и происхождении арктической фауны; но чрезвычайным препятствием для широкого применения исторических данных служит почти полное отсутствие палеонтологических сведений в области арктических беспозвоночных.

Возраст и происхождение арктического тундрового ландшафта описываются различно. Неоспоримо лишь вмешательство в его образование бывших охлаждений и оледенений. Но едва ли можно приписать тундровому ландшафту молодой возраст и послеледниковое происхождение. Каждый из типов его растительности может быть связан с третичным типом последнего. Широкое циркумполярное распространение биоценозов тундрового ландшафта также говорит в пользу его значительной древности с началом формирования в плиоцене или в раннем периоде четвертичного времени в северных областях Ангарского материка.

Связи, современные и бывшие, тундрового ландшафта с другими различны и не ограничиваются преобладающим ныне соприкосновением тундры с лесом тайги: мыслима в прошлом гораздо более интимная чем ныне связь тундры со степью, особенно в течение послеледникового ксеротермического периода, равно как и допустимо развитие холодной тундроподобной степи. Более общеизвестно сравнение арктической фауны с борео-альпийской фауной горного ландшафта, хотя экологические и климатические сходства обоих ландшафтов далеко не так реальны, как предполагалось, и биокомплексы горного ландшафта являются вовсе не автохтонными, но сложными, гетерогенными по происхождению и сами требующими расчленения.

Обратно, совершенно бесспорно, что современная арктическая фауна есть прежде всего результат четвертичных ледниковых воздействий в виде смещения климатических, а вместе с ними и биологических зон северного полушария. Гипотеза о пережитой землею азональности недоказуема, но вместе с нею недоказуема и стабильность климатических зон. Изо всех теорий, предложенных для

объяснения смещений климатических зон и, главное, множественности этих смещений, наиболее приемлема для биогеографа теория горизонтальных передвижений материковых масс и, следовательно, смещений точек полюсов вследствие нарушения равновесия от накопления на полюсах ледяных шапок. Несомненны также кроме смещений в широтном направлении смещения в направлении долготном и под различными к нему углами. Допустимо, наконец, поступательное развитие ледниковых явлений в общем направлении с запада на восток.

Существование арктических эндемов-эварктов, живущих ныне только в условиях Арктики, ставит вопрос о возможности переживания ледникового времени частью доледниковой фауны на самих местах оледенения. Более чем вероятно, что арктическая фауна не представляет собою результата одной лишь послеледниковой реиммиграции. Частичное признание этой возможности общеизвестно и, между прочим вытекает из недоверия к правильности реставрации климатической и экологической картины ледниковых эпох, до сих пор не достигнутой и, может быть, сильно переоцененной в современном представлении в сторону суровости. Арктическая фауна представляет собою в значительной степени реликт ледниковой и даже доледниковой древней фауны. Особо интересна фауна арктических островов, потому что находимые на них эваркты имеют наибольшее основание быть сочтенными именно за реликты доледникового времени вследствие их островной изолированности и невозможности допущения для них обратной послеледниковой с материков реиммиграции.

Большинство биоэлементов при оледенениях оттеснялось и механически сдвигалось на места убежищ, откуда по миновании ледниковой эпохи устанавливались обратные инвазии или реиммиграции на освободившиеся от ледового покрова территории. Главнейшая область реиммиграционных инвазий ныне покрыта тайгой. Спутанные картины отступаний в убежища и обратных инвазий, налагавшиеся одна на другую в течение всех различаемых в Европе и Азии ледниковых эпох и межледниковий, едва ли когда будут разъяснены. Их пониманию не помогают обычные расчленения ледникового периода в Европе, которые ныне трудно синхронизовать с таковыми в Азии, вообще еще не надежно установленными. Их изучение, равно как и установление границ оледенений, косвенно возможно при помощи анализа явлений дизъюнктивного распространения элементов фауны и флоры Европы и умеренной Азии.

Главнейшими областями убежищ для доледниковой жизни служили, вероятно, трансальпийская южная Европа и Передняя Азия на западе, восточный Китай, Приморье и Япония на востоке и Турано-Иранская область на юге, а также страны первичного Ангарского массива. Точная локализация убежищ и дизъюнктивных разрывов в ареалах доледникового распространения позволит в

будущем рационально расчленить голарктическую область и восстановить картину хотя бы позднейших ледниковых явлений. Но эта последняя задача чрезвычайно сильно осложняется трудностью синхронизации этих явлений в разных областях Голарктики и вероятностью их асинхронии, вытекающей из теории смещения полюсов, при возможном допущении поступательного движения ледниковых явлений с запада на восток.

В ответе на вопрос об исторических связях и, следовательно, происхождении арктической фауны Евразии прежде всего должны отпасть априорные и упрощенные суждения об этой фауне, с одной стороны, как об обедненном деривате фауны палеарктической или, более обще, голарктической, с другой — как об автономной области, как бы эквивалентной общепринятым остальным. Совершенно необоснованными представляются также попытки выводить ее с севера, из гипотетических приполярных стран. Состав арктической фауны, при содержании в нем весьма значительного числа эндемов-эварктов, обнаруживает ее древние черты и допускает ее подразделение на четыре отдела: европейский, западно- и восточно-сибирские и совершенно неисследованный чукотско-анадырский, с особо ясной границей по бассейну Енисея и с выраженным дизъюнктивным интервалом на пространстве доенисейской западной Сибири. Этот интервал может быть объяснен позднетретичными и четвертичными южными трансгрессиями Ледовитого океана и обширными западно-сибирскими оледенениями. Гипотеза, усматривающая место возникновения и формирования арктической фауны в области крайнего северо-востока Азии и некогда существовавшей Берингии, основана на фаунистическом материале исключительно по позвоночным и из них преимущественно по птицам; поэтому она носит односторонний характер, хотя в общем и не противоречит гипотезе, принимаемой автором настоящей заметки и выводящей арктическую фауну из гораздо менее проблематического древнего Ангарского плато, занятого ныне южной частью средней Сибири, Прибайкальем, Забайкальем, Амурской областью до Монголии, Китая, вплоть до северного Тибета.

В частности, связи арктических чешуекрылых с дальнего европейского запада и дальнего азиатского востока, а также с крайнего северо-запада Северной Америки, могут быть установлены по картографическим и систематическим данным именно с указанным ангарским центром. Подтверждения этому выводу можно найти также в области фаунистики млекопитающих, птиц, жуков, ручейников, а также и в области флористики. Мысль о миоценовом оледенении в восточной Сибири также благоприятна для принятия ангарского происхождения арктической фауны, так как она объясняет полное отсутствие в этой фауне тропических элементов и позволяет счесть ее исконно-психрофильной. Распространение гипотезы ангарского происхождения на всю европейскую или палеарктическую и даже всю голарктическую область является значительным преувеличением

и прежде всего неприемлемо потому, что представления о палеарктической и голарктической областях в значительной степени формальны и состав фаун этих областей в свою очередь требует расшифрования и описания.

Одним из центральных вопросов, связанных с происхождением арктической фауны, является вопрос об эварктах и их возникновении. На основании систематического анализа этих форм данный вопрос, по крайней мере в применении к чешуекрылым, решается в пользу признания за эварктами преимущественно ангарского происхождения и исходной автохтонности в занимаемой ими арктической области, вероятно, связанной с переживанием глациальных условий существования на месте.

В заключение необходимо подчеркнуть, что упомянутая выше гетерогенность палеарктической и голарктической областей начинает за последние годы сознаваться в широких кругах зоогеографов и что поэтому перестройка старых биогеографических представлений должна быть предпринята на рациональном основании широких эколого-биоценологических и историко-геологических исследований; подобная перестройка должна сопровождаться также установлением новой, более рациональной терминологии. Первые и плодотворные попытки в этой области уже сделаны, в частности, и на советской зоогеографической почве.

N. J. KUSNEZOV. THE ARCTIC FAUNA OF EURASIA AND ITS ORIGIN (a study based mainly on Lepidoptera)

The Arctic area is understood in various ways. Possibly, it is most natural to accept under this term the complex of countries, occupied by tundra and forest-tundra, including in the latter the northern zone of the depressed forest of the taiga belt.

The vegetation of the Arctic is characterized by a more or less defined tundra features: by a predominance, side by side with lichens and mosses, of low shrubs and perennials with a short vegetation period. This flora shows relationships to a high-mountain type of vegetation and also to marshy and forest vegetation; neither can its connection with steppe and mountain-steppe forms be denied. The flora of the tundra is an impoverished formation of the Arcto-Tertiary flora and a result of a metamorphosis of the northern tertiary vegetation; it has been preserved up to very high latitudes of the so-called ice-zone of the Arctic.

The characteristic of the Arctic fauna is, in general, absent; it is usually described as an impoverished fauna of the Palearctic region, recent in its origin and postglacial. The size of terrestrial and, partially, fresh-water population of the Arctic numbers already five and a half thousand species, but in reality we can estimate it as three times larger.

The terrestrial mammals, numbering about ten species, are too few

to make any deductions as regards their origin. Resident birds in the Arctic, actually belonging to it, are also very few, not more than seven or eight species. Reptiles and amphibians are practically absent from the Arctic. Fresh-water fishes are represented by a very small number of species, which is specially restricted in the West-Siberian rivers. Fauna of fresh-water and terrestrial molluscs of the Arctic has been insufficiently investigated, although, no doubt, it is now in a state of great depression.

Insects are represented in the Arctic by a large number of species and varieties. Especially richly expressed are the orders of Hymenoptera, Diptera, Coleoptera and Lepidoptera.

There are many euarctics, i. e., species occurring exclusively in the Arctic latitudes, even on the most inhospitable islands of the Arctic ocean. Among the Hymenoptera parasitic forms numerically predominate, and the bee and ant groups, with the exception of the bumble-bees, are poorly represented. Beetles are mainly carnivorous groups. Butterflies and moths are rich as to their systematic composition and also contain a considerable number of euarctics. By its composition and origin the lepidopterous fauna of the Arctic gravitates towards the moderate countries of central Eastern Siberia, Mongolia, North China, and, possibly, further towards the south up to Tibet, i. e. to the ancient Angara shield of the primary raising of Asia. There are very few Hemiptera and Orthoptera in the Arctic. Orders of insects, connected with fresh water, especially dragonflies, are also poorly represented, but up till now have been very insufficiently investigated. The Collembolan fauna, on the contrary, is rich in forms, and its further study will, no doubt, enable us to make important zoogeographical deductions. The same is applicable to the fauna of spiders, an exceedingly great number of endemic species of which is characteristic for the Arctic.

From other groups of terrestrial and fresh-water invertebrates which have not been in general sufficiently studied, attention is to be drawn to Oligochaeta and Rotatoria with a large number of species, though scarcely possessing endemic forms, and especially to Turbellaria giving a very long list and a considerable number of euarctics. This last group should give decisive information about the characterictics and the history of the Arctic fauna.

There is no doubt that the existence of Arctic fauna in the climatic and landscape conditions of high latitudes points to its ancient adaptation to same. However, the question as to whether the Arctic fauna represents a special fauna of tundra has to be decided in the negative. Only one point is more or less indisputable: that the thermal conditions of the Arctic are not at all the primary cause of the structure of its fauna and that this structure depends in the first place on the biocenotical connections of nutrition, which are based on the vegetable world with its dependance, first of all, on the conditions of light.

The unification of the Arctic fauna into one ecological whole, as also its terminological identification with the fauna of the tundra is impossible.

To the next question as to whether or not the Arctic fauna, at least in its separate parts, represents some unification expressed in systematic conceptions, i. e. as to whether there are any traces of its group adaptation to the specific conditions of the Arctic, we can also reply only in negative.

The geographical-statistical and geological historical methods remaining at the disposal of the investigator, with the addition of all ecological and biocenological considerations, are up till now the only means of solving the questions concerning the structure and origin of the Arctic fauna. But the wide use of historical data is greatly limited by an almost complete absence of paleontological information concerning Arctic invertebrates.

The age and origin of the Arctic tundra landscape is described in various ways. The only indisputable point is the interference in its formation of quaternary coolings and glaciations. But a young age and postglacial origin can hardly be attributed to the tundra landscape. Each type of its vegetation may be connected with a corresponding tertiary type in its origin. The wide circumpolar distribution of the biocenoses of the tundra landscape speaks also in favour of its considerable antiquity with the beginning of its formation in the pliocene or in the early period of the quaternary in the northern districts of the Angara continent.

The connections — present and past — of the tundra landscape with the others are numerous and not restricted to the present predominating contact of the tundra with the taiga forest. It is possible to assume the existence in the past of a much more intimate connection of the tundra with the steppe than at present, especially in the postglacial xerotermic period, just as it is possible to admit the early development of a cold tundra-like steppe. More common is the comparison of the Arctic fauna with the boreo-alpine fauna of the mountainous landscape. But the biotic complexes in the high mountains are not autochthonous at all, but heterogeneous in their origin and are to be analyzed as to their primary components.

On the contrary, quite indisputable is the fact that the present Arctic fauna is, in the first place, a result of the quaternary glacial influences in the form of displacements of the climatic and, simultaneously, of the biological zones of the northern hemisphere. The hypothesis as regards the non-zonality, which the Earth passed through in the early ages, cannot be proved, but then neither can the stability of climatic zones be proved. From all the theories, which have been advanced for the explanation of the dislocations of climatic zones and, what is most important, of the recurrences of these upheavals, the most acceptable for a biogeographer is the theory of the horizontal displacements of

the continental masses, and consequently of oscillations of the points of the poles. Indubitable also, apart from the dislocations in a latitudinal direction, are dislocations in a meridional direction and at various angles to the same. Finally, a progressive development of glacial phenomena in a general direction from the West to the East may be admitted.

The existence of Arctic endemics — the euarctics — living at present exclusively under Arctic conditions, raises the question as to the possibility of the survival of the glacial period by a part of the preglacial fauna in the very places of glaciation. It is more than probable that the Arctic fauna does not only represent a result of postglacial remigration; it contains a great number of relics of the glacial and even preglacial ancient fauna. Of special interest is the fauna of the Arctic islands, as the euarctics found there have the greatest reason to be considered precisely as relics of the preglacial time on account of their insular isolation and the impossibility to admit for them a return postglacial remigration from the continents.

The majority of bioelements were driven out and mechanically moved at the times of glaciations to places of refuge, from which, after the glacial epochs passed, return invasions or remigrations were set into the territories freed from the glacial covering. The principal region of remigrational invasions is at present covered with taiga. It is doubtful whether the confused pictures of retreats into refuge and return invasions, lying one upon the other during all the glacial and interglacial epochs that can be traced in Europe and Asia,— will ever be explained.

The chief regions of refuge for the preglacial life were, probably, transalpine Southern Europe and Western Asia in the West, East China, Manchuria and Japan in the East, Turano-Iranian region in the South, and also countries of the primordial Angara massif.

Replying to questions regarding the historical connections and, consequently, the origin of Arctic fauna in the first place one must regard as untenable the apriori and simplified current statements concerning the same which on the one hand regard the Arctic fauna as impoverished derivate of the Palearctic one or, more generally, the Holarctic, and, on the other hand, as an autonomous region equivalent to the other generally recognized ones. Absolutely unfounded are also attempts to deduce it from the North out of hypothetical polar countries. The composition of Arctic fauna, notwithstanding a very large number of endemics-euarctics, shows its ancient features and can be divided into four sections: European, Western- and Eastern-Siberian and the quite unexplored Tshukotka-Anadyrian one, with a particularly distinct oundary along the Enisei basin and a well marked disjunctive interval on the pre-Eniseian area of Siberia. This interval can be explained by the late-tertiary and quaternary southward transgressions of the Arctic ocean and by the large West-Siberian glaciations. The hypothe-

sis, which considers as the place of origin and formation of the Arctic fauna the region of the extreme North-East of Asia and of the problematic Beringia, is based on faunistic material concerning exclusively vertebrates and out of them mostly birds. It bears, therefore, a one-sided character, although it does not contradict in general the hypothesis, which is accepted by the author of this paper and which brings up the Arctic fauna from a far less problematic ancient Angara plateau, occupied now by the southern part of Middle Siberia, Baikal and Transbaikal regions, Amur region till Mongolia, China, up to North Tibet.

In particular, connections of the Arctic Lepidoptera from the far-European West and the far-Asiatic East, and also from the extreme North-West of North America, may be established by cartographical and systematic data, precisely with the indicated Angara centre. Confirmations of this deduction can be found also in the sphere of the faunistics of mammals, birds, beetles, Trichoptera and also in ihe floristic data. The idea as to a miocene glaciation in Eastern Siberia is also favourable for the acceptance of the Angaran origin of the Arctic fauna as it explains the total absence of tropical elements in this fauna and enables us to consider it as primordialy-psychrophilous. The extension of the hypothesis of the Angaran origin to the whole European and Palearctic, and even the whole Holarctic, region is a considerable exaggeration.

One of the chief questions connected with the origin of the Arctic fauna is the question regarding the euarctics and their genesis. This question, on the basis of a taxonomic analysis of these forms, as far as Lepidoptera are concerned, is solved in favour of an acknowledgement for euarctics of their primarily Angaran origin and of primordial autochthony in the Arctic regions occupied by them, connected, probably, with the survival of glacial conditions of existence on the spot.

It is necessary to emphasize in conclusion that the above-mentioned heterogenety of the Palearctic and Holarctic regions begins to be acknowledged in recent years by wide circles of zoogeographers and that, therefore, the revision of the old biogeographical ideas has to be undertaken on a rational basis of wide ecologo-biocenological and historico-geological investigations. Such a revision has to be also accompanied by the introduction of a new, more rational terminology. First and fruitful attempts in this direction have also been made already, in particular, by Soviet zoogeographers.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

А. М. СУДИЛОВСКАЯ

О РАСПРОСТРАНЕНИИ И СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ НЕКОТОРЫХ ПТИЦ ВОСТОЧНОГО ТУРКЕСТАНА

(*Представлено академиком* С. А. Зерновым)

Автор рассматривает географические расы *Carduelis flavirostris* L. и *Rhopophilus pekinensis* Swinhoe, описывает два новых подвида (*C. fl. pallescens* и *C. fl. sushkini*) и отмечает систематические особенности географических рас *Carduelis flavirostris* L. и *Rhopophilus pekinensis* Swinhoe, населяющих Восточный Туркестан.

В связи с изучением орнитофауны Южной Кашгарии, являющимся продолжением недавно опубликованной работы (Птицы Кашгарии, 1936), мною просматривался большой коллекционный материал по птицам Восточного Туркестана и смежных с ним территорий Средней и Центральной Азии. На основании этого материала я нахожу возможным сделать предварительное сообщение о систематических особенностях некоторых птиц, в область распространения которых входит Восточный Туркестан.

В настоящей статье я касаюсь двух видов — *Carduelis flavirostris* Linn. и *Rhopophilus pekinensis* Swinhoe.

I. *Carduelis flavirostris* Linn.

Систематические отношения подвидов *Carduelis flavirostris* и их географическое распространение привлекли внимание таких известных орнитологов, как Hartert, Сушкин, Meinertzhagen, но все же остались некоторые неясности, на которые я натолкнулась при обработке центрально-азиатских птиц.

Hartert (1910) признавал три географические расы: *flavirostris, brevirostris, stoliczkae*. Сушкин (1925), произведя ревизию *Carduelis flavirostris*, нашел девять географических рас: *flavirostris, brevirostris, kirghisorum, korejewi, altaica, pamirensis, montanella, rufostrigata* и *miniakensis*. Meinertzhagen (1928) и Hartert в «Дополнениях к птицам Палеарктики» (1932) в отношении систематики и географического распространения *C. flavirostris* точно придерживались работы Сушкина с добавлением двух описанных Meinertzhagen'ом форм (*baltistanicus* и *ladacensis*). *C. fl. stoliczkae* Сушкиным (1925), Meinertzha-

gen'ом (1928) и самим Hartert'ом (1921) отнесена в синонимы *C. fl. montanella*. Географическое распространение подвидов *C. flavirostris*, за исключением *C. fl. montanella*, из которой была выделена новая форма *ladacensis*, указывалось в работах названных авторов без каких-либо изменений.

При систематическом определении кашгарских *C. flavirostris* мною было просмотрено свыше 200 экз. из Средней и Центральной Азии, имевшихся в Зоологическом институте АН СССР и Зоологическом музее МГУ, а именно: из Киргизской степи, Сыр-Дарьинской обл., Семиречья, южных склонов Тянь-шаня, Балхаша, Юлдуса, Зайсанской котловины, Тарбагатая, Северо-западной Монголии, Памира, Алая, Заалая, Гиссарского хребта, р. Зеравшана и хребта Зеравшана, Ферганы, Кашгарии (Северной, Западной и Южной), с хребтов, окружающих с юга Таримский бассейн (Хотан-таг, Русский, Керийский, Алтын-таг), северного Тибета, Цайдама, Куку-нора, Ганьсу, верховья р. р. Меконга, Хуан-хэ, хр. Гумбольдта, р. Тэтунг-гола, хр. Нань-шаня и из Ладака.

Таким образом пересмотренными оказались птицы всей азиатской части ареала *C. flavirostris*, за исключением Балтистана (откуда описана *baltistanicus*), южного Тибета (*rufostrigata*) и Кавказа с Малой Азией (*brevirostris*). Этот пересмотр позволяет мне внести некоторые изменения и уточнения в систематику и географическое распространение *C. flavirostris*.

В описание и географическое распространение *C. fl. kirghisorum*, *C. fl. korejewi* никаких изменений по сравнению с Сушкиным я не вношу, так же, как в описание и распространение *ladacensis*, *rufostrigata* и *baltistanica* по сравнению с Meinertzhagen'ом [1].

В ареал *C. fl. pamirensis*, кроме местностей, указанных Сушкиным, надо включить Зеравшанский хребет, Фергану и Восточную Бухару. *C. fl. altaica* найдена Тугариновым (1932) в Восточной Монголии, и, следовательно, эту местность необходимо присоединить к ареалу *C. fl. altaica*.

В отношении же *Carduelis fl. montanella* и *C. fl. miniakensis* следует внести значительные изменения. Сушкин (1. с.), Meinertzhagen (1. с.), Hartert (1932) считали, что ареал *C. fl. montanella* захватывает территорию от Гильгита и истоков Тарима до Цайдама, Нань-шаня (около 94° восточной долготы), северную окраину Тибета; на западе, вероятно, заходит в восточную окраину Памира.

Hellmayr (1929), обрабатывая птиц, собранных азиатской экспедицией James Simpson-Roosevelts, сделал замечание, что исследованные им два экземпляра *Carduelis flavirostris* с юго-восточного Памира несколько отличались от птиц из окрестностей Яркенда (Terra typika: *C. fl. montanella*). Отличие, по словам Hellmayr'а, заключается в том, что птицы юго-восточного Памира имеют более темную окраску

[1] Последние две формы: *rufostrigata* и *baltistanica*, не были представлены у меня коллекционным материалом.

(различий в развитии наствольных пятен Hellmayr не находит). Птицы же, собранные в окрестности оазиса Полу, в Гильгите и Сугета были идентичны с птицами из окрестностей Яркенда. Ludlow и Kinnear (1933), сравнивая экземпляры, добытые Henderson'ом на р. Арфалак (близ Яркенда) и послужившие Hume типом описания *C. fl. montanella*, с экземплярами из Гильгита, Добра и с хр. Русского, пришли к заключению, что все птицы из указанных местностей принадлежат к одной и той же географической расе (*C. fl. montanella*). Произведенный мною пересмотр позволяет заключить, что птицы южных склонов Тянь-шаня, юго-восточных склонов Памира, Северной и Северо-западной Кашгарии хорошо отличаются и от соседней северной расы *C. fl. korejewi*, и от западной *C. fl. pamirensis*, и от птиц из Юго-западной (к югу от Яркенда) и Южной Кашгарии и хребтов, окружающих Таримский бассейн с юга (Керийский, Русский, Алтын-таг, Хотан-таг), т. е. от *C. fl. montanella*.

Таким образом область южных склонов Тянь-шаня, восточного и юго-восточного Памира, Северной и Северо-западной Кашгарии занята географической расой, не имеющей названия. Я предлагаю назвать ее *C. fl. pallescens* subsp. nova. Эта раса может быть охарактеризована, как имеющая светлое оперение, с сероватым тоном верхней стороны тела. Наствольные пятна выражены слабо и нерезко очерчены, как бы размыты.

Размеры: крыло у ♂♂ 73—79 мм, у ♀♀ 73—79 мм
хвост у ♂♂ 63.5—68 » у ♀♀ 62—65 »
клюв у ♂♂ 9—9.5 » у ♀♀ 9 »

Тип ♂ и ♀, р. Чумбус-Дарья к северо-востоку от пер. Беляули, Западная Кашгария, 17/VI 1909, сб. Дивногорского, хранятся в ЗИН АН СССР.

C. fl. pallescens от северной *C. fl. korejewi* отличается светлою окраской оперения и сероватым тоном, тогда как *korejewi* окрашена темнее и имеет рыжеватый тон в оперении. Характер наствольных пятен у них также различен: у *pallescens* неясные, как бы размытые, у *korejewi* наствольные пятна широкие и хорошо выражены. Размеры клюва различны: у *pallescens* длина клюва 9—9.5 мм, у *korejewi* 8.2—9 мм.

От западной *pamirensis* отличается *pallescens* более светлым оперением и сероватым тоном, а также тем, что наствольные пятна у *pamirensis* узкие, темные и резко очерчены. Кроме того, длина крыла у *pallescens* больших размеров, а величина клюва меньших по сравнению с *pamirensis*.

У *pallescens* длина крыла ♂♂ 73—79 мм, ♀♀ 73—75 мм, клюв 9—9.5 мм; у *pamirensis* длина крыла ♂♂ 71.7—75 мм, ♀♀ 69—74 мм, клюв 9.7—10 мм.

C. fl. pamirensis имеет более светлую окраску оперения, чем *korejewi*, но с узкими, резко очерченными темными наствольями

перьев, тогда как у *korejewi* наствольня широкие. *C. fl. pallescens* от южной *montanella* отличается более темной окраской оперения с сероватым оттенком, причем *montanella* является самой светлой формой и имеет рыжеватый тон в окраске оперения.

Размеры следующие:

pallescens длина крыла 73—79 мм, клюва 9.0—9.5 мм
montanella » » 74—77.5 » » 8.6—9.3 »

Также необходимо отметить, что *C. fl. montanella* не заходит на Цайдам, как это указывает Сушкин, Meinertzhagen и Hartert. Цайдам входит в ареал другой географической расы *C. fl. miniakensis*.

С другой стороны, ареал, указанный Сушкиным, Hartert'ом и Meinertzhagen'ом для *miniakensis*, занят двумя отличающимися расами, а не одной *miniakensis*.

C. fl. miniakensis населяет только хр. Цайдамский (ур. Гас), северо-восточный Тибет, хр. Куку-нор, Ганьсу, р. Тэтунг-гол, верховье р. Меконга (пер. Ментон-ла), верховье р. Хуан-хэ и Восточный Наньшань.

Птицы же с хр. Гумбольдта, Южно-Кукунорского (ключ Гашунь), Восточного Цайдама (р. Еграй-гол) и северной окраины Тибета (р. Найджин-гол) принадлежат к не описанной еще географической расе, которую я называю *C. fl. sushkini* subsp. nova.

Эта раса имеет окраску оперения верхней стороны тела с рыжеватым оттенком (Cinnamon, Ridgway, pl. XXIX). Рисунок пера у *sushkini* неясный, расплывчатый, что особенно хорошо заметно на голове. Окраска оперения головы несколько светлее спины. В свежем оперении можно отметить еще менее ясный рисунок пера с большим развитием рыжеватых тонов в оперении.

Размеры *C. fl. sushkini* следующие:

длина крыла у ♂♂ 78.2—76.5 мм, у ♀♀ 75 —74.5 мм
» клюва у ♂♂ 9 — 8.3 » у ♀♀ 8.7— 8.5 »

Тип ♂ и ♀ кл. Гашунь (Южно-Кукунорский хребет), май 1894 г., сб. Козлова, хранятся в ЗИН АН СССР.

C. fl. sushkini от западной формы *C. fl. montanella* отличается очень темным тоном оперения верхней стороны тела, тогда как у *montanella* окраска оперения очень светлая и имеет легкий песочно-рыжеватый оттенок.

От южной *C. fl. miniakensis* отличается более светлой окраской оперения верхней стороны тела и размытым рисунком темных наствольев пера. У *miniakensis* мы имеем, кроме темной окраски оперения с темно-рыжеватым оттенком, резкий, ясно очерченный темный рисунок наствольев пера.

Не входя в объяснение особенностей окраски центрально-азиатских форм *Carduelis flavirostris*, позволю себе обратить внимание на то, что самыми светлыми формами являются *C. fl. pallescens* и *C. fl. montanella*, населяющие Кашгарию.

Эта группа наиболее светлых рас окружена с трех сторон как бы полукольцом более темных рас: *C. fl. korejewi*, *C. fl. pamirensis*, *C. fl. baltistanicus*, *C. fl. ladacensis*, *C. fl. rufostrigata*, *C. fl. sushkini* и *C. fl. miniakensis*.

Невольно напрашивается сравнение с некоторыми другими центрально- и средне-азиатскими птицами, нагорными экологически, например, с *Leptopoecile sophiae*, относительно которой я уже имела случай писать (1935), что группа более светлых рас (*L. s. major* и *L. s. stoliczkae*) заключена в кольцо более темных рас (*L. s. sophiae* и *L. s. obscura*).

Можно отметить также и то, что Южная и Юго-западная Кашгария и примыкающие к ней с юга хребты (Русский, Керийский, Алтын-таг и Хотан-таг) населены самой светлой расой *C. fl. montanella*.

В Северной же и Северо-западной Кашгарии обитает менее светлая раса *C. fl. pallescens*. Аналогия с населяющими Кашгарию расами *Leptopoecile sophiae* видна и в этом случае. Самая светлая *L. s. stoliczkae* населяет Южную Кашгарию, менее светлая *L. s. major* — Северную и Северо-западную.

II. *Rhopophilus pekinensis* Swinhoe

Род *Rhopophilus* содержит один вид *Rh. pekinensis*, распространенный от Северного Китая и Юго-восточной Монголии до южных склонов Тянь-шаня и Яркенда. Hartert (Die Vögel d. Paläarkt. Fauna, 1910, Ergänz, H. 3, 1934) признает три географические расы, входящие в состав его: *Rh. p. pekinensis*, *Rh. p. albosuperciliaris* и *Rh. p. leptorhynchus*.

Две же географические формы: *major* и *deserti*, описанные Пржевальским, первую с Цайдама, как наиболее крупную, и вторую с Лоб-нора, как самую светлую, Hartert сводит в синонимы *albosuperciliaris*.

Просматривая в 1936 г. в Зоологическом институте АН СССР сборы по *Rhopophilus pekinensis* (около 80 экз.) из различных местностей Центральной Азии, а именно: из Кашгарии (р. Таушкан-Дарья, оаз. Карол-баши, Уудерлик, Лал-мой, Чар-бах, Яркенд, р. Тарим, р. Ния-Дарья, горы Кара-теке и оз. Лоб-нор), Юго-восточной Джунгарии (окр. Карашара), Цайдама (Карлык-таг, р. Баин-гол) и Ганьсу (Вэй-янь-шань), верховье реки Хуан-хэ, оаз. Гуй-дуй, хр. Алашань (Ку-мы-дзе), р. Эцзин-гол (Торай-онца, низовья р. Эцзин-гола) и Ордоса, прихожу к выводу, что географическая раса *Rh. p. major*, описанная Пржевальским, существует и отличима от трех рас, признаваемых Hartert'ом. Систематическое положение другой расы, описанной Пржевальским — *Rh. p. deserti*, вследствие отсутствия экземпляров, собранных в гнездовое время, не совсем ясно.

Распространение и систематические признаки географических рас *Rh. pekinensis* представляются мне следующим образом:

Rh. p. pekinensis Swinhoe[1].

Terra typica: Пекин.

Описание окраски оперения: самая темная форма. Верхняя сторона тела имеет темно-рыжеватый оттенок в окраске оперения, который особенно ярко выделяется на голове (шапочка), наствольные пятна резкие, темные и широкие. Бока тела и брюшко с широкими ярко-рыжими пестринами, которые постепенно к подхвостью увеличиваются в размерах и сливаются, образуя рыжее подхвостье. Кроме этого, *pekinensis* по величине — самая мелкая географическая форма

Размеры: длина крыла у ♂♂ 58—62 мм.

Всего просмотрено 8 экземпляров.

Время сбора: январь, февраль, июнь и июль.

Географическое распространение: Северный Китай, хр. Ала-шань, Ордос, Ц. Ганьсу (Вэй-янь-шань).

Rh. p. leptorhynchus Meise[2].

Terra typica: С. Ганьсу (Лианг-шоу).

Описание окраски оперения: темная форма, но светлее *pekinensis*. На верхней стороне тела имеет сероватый оттенок в окраске оперения, чем отличается от *pekinensis*, у которого развит рыжеватый тон. Наствольные пятна резкие и узкие. Рыжие пестрины на боках тела и нижней стороне яркие, резкие, но узкие, что также является отличительными признаками от *pekinensis*.

Размеры: длина крыла ♂♂ 61—65 мм, ♀♀ 63 мм.

Всего просмотрено 11 экземпляров.

Время сбора: июнь, ноябрь, январь, февраль и март.

Географическое распространение: р. Эцзин-гол, р. Хуан-хэ (верхнее течение, оаз. Гуй-дуй и ур. Гоми), С. Ганьсу (Лианг-шоу).

Rh. p. major Пржевальский[3].

Terra typica: Цайдам.

Описание окраски оперения: более светлая по сравнению с *pekinensis* и *leptorhynchus* и более темная по сравнению с *albosuperciliaris* и *deserti*. В окраске оперения верхней стороны заметен сероватый оттенок. Наствольня узкие, резкие и сильно развитые. *Rh. p. major* хорошо отличается от всех других форм *pekinensis* своей крупной величиной.

Размеры: длина крыла ♂♂ 67—72 мм, ♀♀ 66—71 мм.

Всего просмотрено 29 экземпляров.

Время сбора: апрель, июнь, август, октябрь и январь.

Географическое распространение: В. Цайдам (Карлык, р. Баин-гол).

Rh. p. albosuperciliaris Hume[4].

Terra typica: Яркенд (Ко-штак).

---

[1] Ibis, стр. 62, 1868.

[2] Ornith. Monatsber., стр. 82, 1933.

[3] Монголия и страна тангутов, т. II, стр. 32, 1876.

[4] Henderson and Hume, Lahore to Yarkand, стр. 218, табл. XVIII, 1873.

Описание окраски оперения: светлая форма. Верхняя сторона тела имеет охристый оттенок. Наствольня на перьях широкие и размытые. Рыжие пестрины на нижней стороне тела развиты слабо, нерезкие, как бы размытые и неяркие. *Albosuperciliaris* от *major* отличается своим песочно-желтым тоном оперения и меньшей величиной; от *deserti* — несколько более темной с песочно-желтым тоном окраской оперения и более широкими наствольными пятнами.

Размеры: длина крыла ♂♂ 65—68 мм, ♀♀ 63—67 мм.

Всего просмотрено 24 экземпляра.

Время сбора: май, июнь, сентябрь и октябрь.

Географическое распространение: Северная и Западная Кашгария (от Карашара через Уч-Турфан на запад до Яркенда).

Rh. p. deserti Пржевальский[1].

Terra typica: Лоб-нор.

Описание окраски оперения: самая светлая форма. Верхняя сторона тела имеет сероватый тон оперения и бледные наствольня перьев. Светло-рыжие пестрины на нижней стороне тела едва заметны. Бока тела почти совсем белые, с легким рыжеватым оттенком, пестрины очень бледные и неясно очерченные.

Систематическая принадлежность китайских славок, населяющих Южную Кашгарию, является до сих пор вопросом неясным. Бианки (1907) указывает, что *Rh. pek. deserti* при сравнении с типом *Rh. pek. albosuperciliaris* оказался вполне тождественным, но исследованные мною экземпляры из Южной Кашгарии отличались от всех других (и от птиц из Северной Кашгарии) более светлой окраской.

К сожалению, исследованные мною лоб-норские особи *Rh. pekinensis* были собраны не в гнездовое время и поэтому самостоятельность *Rh. p. deserti* остается спорной.

Размеры: длина крыла ♂♂ 64—68 мм, ♀♀ 66—65 мм.

Всего просмотрено 12 экземпляров.

Время сбора: март, апрель, май, октябрь, декабрь и январь.

Гебграфическое распространение: Лоб-нор, низовья Тарима, оазисы, расположенные по южной окраине бассейна Тарима (Ния, Керия, Черчен и др.).

Но, как бы ни рассматривать китайских кустарниковых славок Кашгарии, принадлежащими ли к двум расам: *Rh. pekinensis albosuperciliaris* и *Rh. pekinensis deserti*, или к одной *Rh. pekinensis albosuperciliaris* (= *Rh. p. deserti*), можно заметить, что китайские славки Кашгарии являются самыми светлыми по сравнению с остальными расами.

Дальше на восток *Rhopophilus pekinensis* темнеют: цайдамские *Rh. p. major* темнее кашгарских, *Rh. p. leptorhynchus* еще более темная, чем *Rh. p. major*, и, наконец, *Rh. p. pekinensis* самая темная из всех.

[1] Известия Русского географического общества, XIII, стр. 281, 1887.

Как на одну из особенностей внутривидовой изменчивости кашгарских птиц, я указывала (1935) на характерное для многих из них максимальное посветление.

Расы *Rh. pekinensis* подтверждают это мнение, но вместе с тем я хочу отметить и другое. Для некоторых птиц, населяющих нагорные и предгорные местообитания, мною было замечено, что кашгарские расы их окружены кольцом или полукольцом более темных рас (*Leptopoecile sophiae*) (1935), *Carduelis flavirostris*.

Rhopophilus pekinensis населяет кустарниковые заросли на равнинных местах, преимущественно у воды. Так, Пржевальский (1876) сообщает: «*Rh. pekinensis* найден оседлым в тех горах Юго-восточной Монголии, где растут леса или кустарники. Последние составляют исключительное местопребывание описываемой птички, которая обыкновенно держится невысоко над землей, в самой гуще кустарниковой заросли, и очень ловко лазает даже между колючими ветвями. Кроме Юго-восточной Монголии, мы нашли *Rh. pekinensis* в Ала-шанском хребте и однажды встретили в кустарниках долины Хуан-хэ. На Цайдаме держится по густым кустам хармыка (*Nitraria schoeberi*), ягодами которого главным образом питается, по крайней мере осенью и зимой».

Козлов (1889) пишет: «Берега р. Баин-гола[1] довольно густо поросли кустарниками, среди которых преобладают хармык (*Nitraria schoeberi*) и гребенщик (*Tamarix pallasii*), в меньшем гораздо количестве встречается сучак (*Lycian rythenium*, реже *L. turcomanicum*) и кое-где кендырь (*Apocynum venetum*), из трав, кроме нескольких злаков, здесь часто попадается касатик (*Iris*) и *Salsola sphaerophysa*.

В числе птиц на Баин-голе впервые теперь нам встретился цайдамский фазан; кроме того, из оседлых видов встретились сойка, *Rhopophilus albosuperciliaris* и уже указанный жаворонок».

Березовский (1891) отмечает, что этот вид «весьма обыкновенен в Ордосе и в С. Ганьсу, в южной же части этой провинции встречен только в округе г. Хой-сяна и очень редок. Держится повсюду в мелких кустарниковых зарослях и траве».

Е. В. Козлова (1930) сообщает: «По наблюдениям Монгольской экспедиции ГРГО, кустарница весьма обыкновенна в густых зарослях долины р. Эцзин-гола, в ее низовьи. Козловым найдена в том же районе в 1908 г. 7/IV; по словам этого исследователя, птичка пела в тихие вечера в тамарисковых зарослях восточного рукава р. Эцзин-гола».

Дивногорский в своем дневнике 1908—1909 гг. (Судиловская, Птицы Кашгарии, 1936) пишет: «В большинстве случаев *Rh. p. albosuperciliaris* гнездятся в непроходимой чаще колючки и камыша по краю арыков. Они любят кусты, особенно барбариса, куда скрываются при малейшей опасности.

[1] Самой богатой и многоводной на Цайдаме.

Излюбленные места — кусты, растущие по арыкам, ручьям и камышевым сазам. Далее 200 шагов от воды они обычно не встречаются». В связи с иным характером местообитаний, типичных для *Rh. pekinensis*, форма ареалов ее географических рас не имеет такой особенности, как у нагорных птиц. Кашгарские птицы *Rh. pekinensis* самые светлые, но темные расы не окружают их, а примыкают с востока, и потемнение все увеличивается, достигая максимума в Северном Китае.

Зоологический институт.
Академия Наук СССР.

Поступило
10. I. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Березовский и Бианки, Птицы Ганьсуйского путешествия Потанина, 1891.
[2] Бианки В., Материалы для авифауны Монголии и восточного Тибета, 1907.
[3] Hartert Er., Die Vögel der paläarktischen Fauna, Bd. I, 1910; Zusatz u. Ber., Bd. I, 1921; Ergänz., H. I, 1932; H. 4, 1934.
[4] Hellmayr, Birds of the James Simpson-Roosevelts Asiatic expedition. Field Mus N. H., Publ. 263, Zool. Ser., vol. XVII, № 3, 1929.
[5] Козлов П. К., Труды экспедиции Русского географич. о-ва по Центр. Азии, соверш. в 1893—1895 гг. под нач. В. И. Роборовского.
[6] Козлова Е. В., Птицы юго-вост. Забайкалья, Северной Монголии и Центральной Гоби, 1930.
[7] Ludlow and Kinnear, A contribution to the ornithology of Chinese Turkestan, p. III, Ibis, 1933.
[8] Meinertzhagen, Some Biological Problems connected with the Himalaya, Ibis vol. IV, № 3, 1928.
[9] Пржевальский Н. М., Монголия и страна тангутов, т. II, 1876.
[10] Судиловская А. М., Некоторые особенности внутривидовой изменчивости кашгарских птиц, Известия Академии Наук, вып. 5, 1935.
[11] Судиловская А. М., Соотношение экотипов и географических рас Leptopoecile sophiae Sew., Бюлл. М. о-ва испыт. природы, вып. 5, 1935.
[12] Sushkin, Notes on Systematics and distribution of certain Palaearctic Birds, Proc Bost. S. N. H., vol. 38, № 1, 1925.
[13] Тугаринов А. Я., Птицы Восточной Монголии по наблюдениям экспедиции 1928 г., Труды Монгольск. ком., вып. 1, 1932.

A. M. SUDILOWSKAYA. ON DISTRIBUTION AND SYSTEMATIC PECULIARITIES OF SOME BIRDS OF EAST-TURKESTAN

SUMMARY

In connection with study of ornithofauna of southern Kashgaria, which presents a sequel of a recently published work (Birds of Kashgaria, 1936), the author examines a large material gathered about birds of East-Turkestan and of the territories adjacent to it of the Middle and Central Asia. This material gives a possibility to the author to do a preliminary information about systematic peculiarities of some birds, in the region of distribution of which enters East-Turkestan. In the present article the author relates about two species: *Carduelis flavirostris* L. and *Rhopophilus pekinensis* Sw.

I. *Carduelis flavirostris* L.

The author inserts some modifications and corrections into the systematic and geographical distribution of its subspecies on the basis of examination over 200 specimens of *C. flavirostris* from different regions of Middle and Central Asia.

Thus, into the areal of *C. fl. pamirensis*, except the localities indicated by Sushkin, must be included Zarefshansky Range, Ferghana and East-Bukhara.

C. fl. altaica was found by Tugarinow in East-Mongolia, and consequently this locality must be added to its areal.

And the areal, accepted for *montanella*, the author considers occupied by two geographical races *montanella* and *pallescens* subsp. nova.

C. fl. montanella inhabits southwestern (beginning from Jarkand) and southern Kashgaria and ranges surrounding Kashgaria from south, Keriya Range, Russian Range, Khotan-tagh Range, Altyn-tagh Range, but does not enter to Tzaidam, as Sushkin, Hartert and Meinertzhagen indicate.

C. fl. pallescens inhabits the southern slopes of Tian-shan, southeastern slopes of Pamir and northern and northwestern Kashgaria. This race is characterized, as a race having light colored plumage with a grayish shade on the upper side of the body (but *pallescens* is darker than *montanella*, which has a reddish hue in the colour of plumage). The stains on the trunk are feebly expressed and not sharply traced round, as if they were partly washed away.

Areal occupied by *miniakensis*, is also inhabited by two different geographical races: *miniakensis* and *sushkini* subsp. nova.

C. fl. miniakensis inhabits: Zaidamsky Range (Gas), north-eastern Tibet, Kuku-nor Range, Kansu, river Tetun-gol, upper part of the river Mekong (affluent of Mentol-la), upper part of the river Hwan-he and eastern Nan-shan.

C. fl. sushkini is spread in: Humboldt Range, Kuku-nor Range, eastern Tzaidam (river Egrai-gol) and northern borderland of Tibet (river Noidshin-gol). This race is a dark one, with a reddish shade in the plumage but lighter than *miniakensis*. The design of the feathers is indistinct and diffuse, which is particularly good perceptible on the head, whilst the design of the feathers of *miniakensis* is sharply outlined and dark.

The author notices that the most light colored forms are *C. fl. pallescens* and *C. fl. montanella*, inhabiting Kashgaria. This group of the most light races is surrounded from three sides by a group of darker colored races: *korejewi, pamirensis, baltistanicus, ladacensis, rufostrigata, sushkini* and *miniakensis*.

It is easy to do a comparison with some other birds from Central and Middle Asia, ecologically mountainous, for instance, with *Leptopoecile sophiae*, the lighter races of which (*L. s. major* and *L. s. stoliczkae*)

are taken in a ring of darker races (*L. s. sophiae* and *L. s. obscura*).

The author also notices that the southern and south-western Kashgaria and the Ranges, adjoining to it from the south (Keriysky, Russky, Khotan-tagh, Altyn-tagh) are inhabited by the most light colored race *C. fl. montanella*.

A less light colored race *C. fl. pallescens* inhabits the northern and north-western part of Kashgaria. In this case it is easy to draw an analogy with races inhabiting Kashgaria — *Leptopoecile sophiae*. The must light *L. s. stoliczkae* inhabits southern Kashgaria, a less light *L. s. major* lives in northern and north-western Kashgaria.

II. *Rhopophilus pekinensis* Sw.

In the opinion of the author, who has examined about 80 specimens of *Rh. pekinensis*, this species includes the following geographical races: *Rh. p. pekinensis* Sw., *Rh. p. leptorhynchus* Meise, *Rh. p. major* Przew., *Rh. p. albosuperciliaris* Hume and *Rh. p. deserti*.

The systematic position of the Whitebrowed Bush Dweller inhabiting the southern Kashgaria, and described by Przewalsky under the name of «*Rhopophilus deserti*», remains unexplained, because there are no birds in the collections, gathered during the time of nestling and the spring; autumn and winter whitebrowed Bush Dweller from south Kashgaria distinguished themselves from the birds of northern and western Kashgaria, gathered at the same time, by a lighter tint.

We can consider the whitebrowed Bush Dweller of Kashgaria belonging to both races (*Rh. p. albosuperciliaris* Hume and *Rh. p. deserti* Prz.) or to one *Rh. p. albosuperciliaris* Hume (=*Rh. p. deserti* Prz.), but nevertheless it can be noticed, that Kashgarian *Rh. pekinensis* are the lightest colored races in comparison with all the others.

The author indicated for some varieties of birds, ecologically mountainous (*Leptopoecile sophiae, Carduelis flavirostris*), that their geographical races, inhabiting Kashgaria, are not only the lightest by their colour, but are surrounded by a circle or a demicircle of darker races.

Rh. pekinensis in respect to the dwelling places, occupied by it, is not a mountainous bird, and is adapted to the shrubbery of the plains (mainly to the river-valleys).

In connection with different character of dwelling places, typical for *Rh. pekinensis*, the form of areals of its geographical races is not so peculiar, as that of mountainous *Leptopoecile sophiae* and *Carduelis flavirostris*.

Kashgarian *Rh. pekinensis* are the lightest race, but the dark races do not encircle them, but adjoin from the east, while the darkening increases in the direction to North-China.

Zoological Institute
of the Academy of Sciences of USSR.
Moscow.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

О. А. ЧЕРНОВА

НОВОЕ СЕМЕЙСТВО ПОДЕНОК (EPHEMEROPTERA)

(*Представлено академиком* С. А. Зерновым)

В статье описывается новое семейство поденок на основании материалов с Амура и Средней Волги. Автору удалось идентифицировать со взрослой формой одну малоизвестную нимфу поденки, описанную еще в 1921 г., но до сих пор вследствие своеобразия ее строения не отнесенную ни к какому из известных семейств. Новое семейство поденок особо примечательно тем, что соединяет в себе некоторые черты далеких групп — *Palingeniidae* и *Oligoneuriidae*, а также и своим распространением, так как известно пока только из двух удаленных географических точек — Амура и Волги.

Приступая к обработке семейства *Palingeniidae* для издания «Фауны СССР», я отобрала из материалов Зоологического института Академии Наук два экземпляра взрослых самцов с р. Амура, собранных В. К. Солдатовым.

Жилкование крыльев этих экземпляров показало, что они не принадлежат ни к одному до сих пор известному роду *Palingeniidae*; кроме того, жилкование передних крыльев имело на первый взгляд некоторое сходство с жилкованием *Oligoneuriidae*. Строение гениталий и слабо развитые ноги также как будто обнаруживали сходство с представителями этого семейства.

Детальное изучение жилкования крыла убедило меня, что тип жилкования этой формы более или менее близок к *Palingeniidae*, и мною даже была составлена искусственная определительная таблица для родов этого семейства. Таблица являлась искусственной потому, что основывалась почти исключительно на жилковании крыльев, в то время как описываемый род обладает рядом особенных морфологических признаков и не может быть сближенным ни с одним родом семейства *Palingeniidae*.

Исключительные морфологические особенности этой поденки напомнили мне, что Ulmer'ом была описана (Ulmer, Eine merkwürdige Ephemeriden-Nymphe aus der Wolga; Раб. Волжской Биол. Станции, VII, 1924) замечательная нимфа поденки из Волги, которую позже Lestage (Lestage J. A., Bull. Soc. Ent. Belg., LXIX, 1929) назвал *Behningia ulmeri*.

Своеобразие этой нимфы и моей взрослой формы позволило мне сравнить эти две стадии, обычно друг с другом не сравнимые. Мне помогло еще и то обстоятельство, что Ulmer, описывая взрослых нимф, дает рисунок зачатка гениталий. Я была очень обрадована нахождением ряда общих черт строения, которые позволили идентифицировать фазы развития этого любопытного насекомого.

1. Положение простых глазков на заднем крае головы. Ulmer не отмечает этого признака, но дает изображение нимфы, на котором положение ocelli хорошо видимо и совпадает с положением ocelli у сравниваемой взрослой формы. Нимфа и имаго обладают одинаково крупными ocelli.

2. Ноги. Передние ноги у обеих фаз слабые и сходного строения. Средняя и задняя пары ног нимфы хорошо развиты, сильно сплющены и несут функцию органов плавания: с потерей этой функции у взрослой формы средние и задние ноги очень сильно редуцируются.

3. Жилкование переднего крыла. Ulmer дает изображение зачатка крыла нимфы, считая жилкование по типу близким к *Oligoneuriidae*. Сравнивая зачатки жилок на рисунке Ulmer'а с описываемыми мною экземплярами, можно отметить большое сходство.

4. Генитальные придатки самца. Наибольшее сходство между нимфой и имаго наблюдается в строении гениталий самца. При сравнении рисунка, приводимого Ulmer'ом, с моими экземплярами можно видеть, что лопасти penis одинаковые, палочковидные и обладают лишь несколько иными пропорциями. У нимфы они едва длиннее щипцов, у имаго почти в два раза длиннее. Более короткие генитальные придатки у нимф являются правилом во всем отряде, меняясь при дальнейшем метаморфозе — линьках в subimago и imago.

5. Хвостовые нити. У нимфы срединная хвостовая нить более короткая и тонкая, чем боковые. У взрослой формы срединная хвостовая нить также есть, но значительно короче.

Констатируя сходство в признаках нимфы и имаго, достаточно исключительное как с той, так и с другой стороны, можно притти к заключению, что поденки эти очень близки. В дальнейшем после просмотра всех материалов по нимфам поденок Зоологического института Академии Наук мне удалось найти одну нимфу, пойманную также В. К. Солдатовым в нижнем течении Амура, принадлежность которой к роду *Behningia* не подлежит сомнению. В морфологических признаках я не могла заметить отличий от рисунков и описания *B. ulmeri*, данных Ulmer'ом, но все же окончательного решения вынести из-за отсутствия материала нельзя. Сравнение сильно затруднено также тем обстоятельством, что у меня нимфа другого пола (♀), чем у Ulmer'а (♂). Таким образом экземпляры с Дальнего Востока, как взрослые, так и нимфу, я отношу с вопросом к виду *B. ulmeri* Lest. (?).

Следует отметить, что Ulmer, при описании нимфы из Волги и давая рисунки ротовых органов, не приводит изображения верхней

губы и упускает ее при описании; вместе с тем он описывает большой двураздельный выступ впереди глаз, опушенный длинными волосками и выступающий за край головы, под которым расположены антенны. Этот выступ не что иное, как верхняя губа, необычайно большая и совершенно не похожая по размерам и положению на обычную верхнюю губу нимф поденок. Антенны лежат выше основания верхней губы, но боковые лопасти последней так разрослись, что антенны оказываются под ними.

Как уже упомянуто, взрослые экземпляры *Behningia* по жилкованию довольно близки к семейству *Palingeniidae*; это, несомненно, родственная форма, но отличающаяся настолько резкими особенностями, что ее можно считать самостоятельной ветвью.

Взвесив все признаки и сравнив взаимоотношения крупных систематических категорий в отряде поденок, я прихожу к заключению, что это представитель особого семейства.

СЕМЕЙСТВО *BEHNINGIIDAE*, FAM. NOV.

Imago ♂. — Глаза простые; ocelli расположены сзади глаз, на заднем крае головы. Продольные жилки переднего крыла сближены попарно (5 пар); между ними широкие поля с немногими поперечными жилками. Ноги очень слабые, на передних ногах все членики лапок слитые; средняя и задняя пары ног редуцированные; на средней ноге голень с лапкой слитые. Две длинных хвостовых нити и короткая срединная.

Нимфа. — Тело широкое, слегка уплощенное. Верхняя губа очень большая; ее лопасти выступают за край головы, почти равны ширине головы и густо покрыты волосками; верхние челюсти очень слабые; нижнечелюстные и нижнегубные щупики сильно развитые. По бокам передне- и среднегруди расположены выросты, покрытые волосками. Передние ноги слабые, похожие на челюстные щупики, средние и задние ноги сильные, плавательные; жаберные листки расположены на нижней поверхности сегментов I — VII брюшка и состоят из двух сильно вырезанных ланцетовидных веток; только первая пара жаберных листков одиночная, но длиннее следующих.

Семейство *Behningiidae* наиболее близко к семейству *Palingeniidae* и отличается иным строением головы — положением глазков, жилкованием и совершенно другой нимфой.

Тип семейства: род *Behningia* Lestage, 1929.

Ниже привожу описание *Behningia ulmeri* Lest., ранее описанного только по нимфе.

Род *Behningia* Lestage

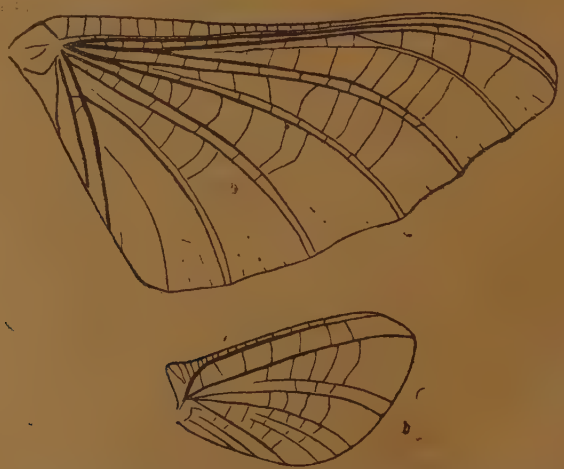
Imago ♂. — Лоб узкий; антенны сильно сближенные, расположенные по средней линии лба и направленные вперед; крупные ocelli лежат на темени, сзади глаз, на заднем крае головы (фиг. 1).

SC переднего крыла скрыта в складке, но при расправленном крыле

заметна на всем протяжении и идет параллельно с R до самой вершины крыла, не сливаясь с ним (фиг. 2). M разветвлена почти у основания крыла и раньше RS. Cu_2 отходит от An, резко расходясь. An_1 вилкообразно разветвлена, с одной промежуточной жилкой. An_2 почти параллельна An_1. Жилкование ясно выраженного веерообразного характера, с пятью парами попарно сближенных жилок. Поперечных жилок не много; они почти отсутствуют в кубитальном и анальных полях, и их нет на всем протяжении заднего края крыла.

Фиг. 1. *Behningia ulmeri* Lest.? ♂ imago; голова; tête

Ноги развиты очень слабо, скрюченные (фиг. 3); передняя их пара наиболее длинная, со слившимися члениками лапки, образующими загнутый крючок, на конце с коготком из одной пластинки (фиг. 3, *a*); средняя пара ног с атрофированной голенью и лапкой в виде неправильной тонкой пластинки; бедро короткое, утолщенное (фиг. 3, *b*); задняя пара также очень укороченная, подразделенная на три отдела — проксимальный (тазик + вертлуг?), срединный (бедро?) и дистальный, самый маленький (голень + лапка?) (фиг. 3, *c*).

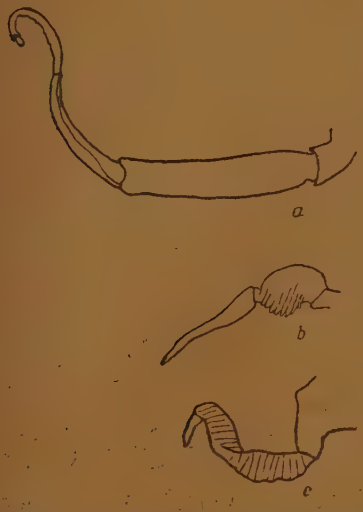


Фиг. 2. *Behningia ulmeri* Lest.? ♂ imago; крыло, переднее (*a*) и заднее (*b*); *a* — aile antérieure, *b* — aile postérieure

Генитальные щипцы одночлениковые, лопасти penis очень длинные, узкие, почти в два раза длиннее щипцов (фиг. 4). Две длинных хвостовых нити и срединная, очень короткая.

Тип рода: *Behningia ulmeri* Lest.; река Волга.
Behningia ulmeri Lest.?

Imago ♂ (сухой). — Тело желтоватое; глаза и ocelli черные, усики светлокоричневые; грудь желтая, слегка коричневатая, окрашенная немного интенсивнее брюшка; крылья белые, мутные, к переднему краю затемненные; брюшко желтоватое, на передних тергитах с 1 — 7 посредине с поперечной буроватой полосой; тергиты 8 и 9 почти сплошь бурые, с узкой светлой полосой на заднем крае и с боков; тергит 10 сверху светлый; брюшко снизу без пятен, равномерно



Фиг. 3. *Behningia ulmeri* Lest.? ♂ imago; ноги; *a* — передние, *b* — средние, *c* — задние; *a* — patte antérieure, *b* — patte médiane, *c* — patte postérieure

Фиг. 4. *Behningia ulmeri* Lest.? ♂ imago; гениталии; forcipules

желтой окраски, только стернит 8 с округлым темным пятном; верхняя половина лопастей penis темнокоричневая, сильно хитинизованная; концы генитальных щипцов также темнее оснований; хвостовые нити светлые, срединная короткая нить коричневая.

Лоб очень узкий, его передний край едва заметный и находится во впадине, под усиками, которые занимают все пространство головы спереди между глазами; основной членик усика длинный, дистально расширяющийся; 2-й членик усиков немного короче основного и несет на вершине тонкую щетинку, немного длиннее 2-го членика. Ocelli крупные, все три сближены один с другим и занимают почти весь задний край темени. Переднеспинка плоская, почти квадратная, в два раза шире своей длины. Дыхальца на боках переднегруди окаймлены сверху широкой расщепленной каемкой, которая выступает по бокам груди и при наблюдении сверху

хорошо заметна. Ноги слабо развитые; передние ноги наиболее длинные, голень немного короче бедра; членики лапки слиты, и вся лапка загнута в виде крючка с коготком; средняя пара ног наименее развита; бедро короткое, мясистое, с поперечной исчерченностью; голень и лапка с коготком редуцированы и превращены в тонкую продолговатую пластинку неправильной формы, в виде обрывка; задние ноги с коротким основанием (тазик + вертлуг?) и довольно мясисты, также с поперечно исчерченным бедром (?), слегка сплющенным; голень + лапка с коготком в виде очень маленького хитинового листка неправильной формы. Генитальные щипцы одночлениковые, сильно вытянутые, с утонченной верхней частью и слегка загнутые внутрь; размер этих щипцов обычного типа. Лопасти penis видны без увеличения, в 2 раза длиннее щипцов, палочковидные, в верхней половине на внутренней стороне несут желобкообразную вогнутость. Хвостовые нити очень длинные, в $3^1/_2$ раза длиннее тела, членики хвостовых нитей резко удлинены к концу; на протяжении последней трети нити членистость исчезает; последняя треть нити уплощена и опущена длинными тонкими волосками, тогда как основная половина колец с очень короткими волосками. Срединная хвостовая нить состоит из 30 члеников приблизительно. Длина тела 17, хвостовых нитей 65, срединной нити 5 мм — ♀ неизвестна.'

Местонахождение: Литвинцево, низовье р. Амура, 21/VII 1910, 2♂, imago; р. Амур близ Софийска, 10/VII 1911, 1 нимфа, В. К. Солдатов.

Зоологический институт.
Академия Наук СССР.

Поступило
10. X. 1937.

O. A. TSHERNOVA. SUR UNE NOUVELLE FAMILLE EPHEMEROPTERA

J'ai découvert dans les collections d'Ephéméroptères de l'Institut Zoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS deux exemplaires d'imago ♂♂, provenant de l'Extrême Orient. Ils appartiennent à un nouveau genre d'Ephémères, que je ne pus arriver à classer dans aucune des familles connues.

Le type de nervation de cette forme approche le plus de celui de la fam. *Palingeniidae,* mais toute une série de caractères morphologiques ne me permettent pas de la placer dans les rangs de cette famille. Les particularités morphologiques tout-à-fait exceptionnelles de cette ephémère me rappelèrent le fait, qu'en 1927 Ulmer avait décrit une nymphe remarquable, venant du Volga, et qui fut nommée plus tard par Lestage: *Behningia ulmeri.* L'originalité de cette nymphe et celle de la forme adulte, que j'avais découverte, me permirent de comparer ces deux stades — incomparables d'ordinaire, et de les identifier, en ayant trouvé dans leur structure un grand nombre de caractères communs àelles deux. En premier lieu sont à noter: 1) la même position des ocelles sur le bord postérieur de la tête; 2) les pattes antérieures faibles

et de structure pareille; il faut noter d'ailleurs la grande ressemblance entre la nymphe et l'imago en ce qui concerne les parties génitales des ♂♂. Après avoir examiné les collections de nymphes d'éphémères appartenant a l'Institut Zoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS — j'y trouvai une nymphe (♀), venant du cours inférieur du fleuve Amour, et je constatai, qu'elle appartenait, sans aucune doute au genre *Behningia*. En ce qui concerne les caractères morphologiques, je ne pus remarquer de différences avec le dessin et la description de *B. ulmeri* donnés par Ulmer; je ne puis cependant arriver à une conclusion definitive sur l'identité spécifique de cette nymphe faute de matériaux comparatifs. De cette façon, je suis obligée de considérer les exemplaires de l'Extrême Orient comme appartenant à l'espece: *B. ulmeri* Lest.? — avec un point d'interrogation. Il est à remarquer, que dans sa description de la nymphe provenant du Volga, Ulmer décrit son labre, qui est excessivement grand, comme une saillie bifide devant les yeux. Les exemplaires adultes de *Behningia* sont assez proches des *Palingeniidae* par la nervation des ailes; cependant quelques différences particulières sont tellement grandes, qu'on est obligé de regarder cette forme comme une branche indépendante, et j'ai conclu qu'elle constitue une famille particulière.

BEHNINGIIDAE FAM. NOV.

Imago ♂. — Yeux simples, ocelles derrière les yeux sur le bord postérieur de la tête. Les nervures longitudinales de l'aile antérieure sont rapprochées par paires (5 paires), séparées par de larges espaces avec quelques nervures transversales. Pattes très faibles: aux antérieures tous les articles du tarse sont soudés; les pattes intermédiares et postérieures sont réduites: aux intermédiaires le tibia et le tarse sont soudés ensemble. Deux longs fils caudals et un court fil médian.

Nymphe. — Corps large, un peu aplati; lèvre supérieure très grande; les lamelles passent au delà de la tête, égalant presque la largeur de celle-ci et densement couvertes de petits poils; mandibules très faibles; palpes maxillaires et labiaux fortement developpées. Côtés du prothorax et du mesothorax avec excroissances couvertes de poils. Pattes antérieures faibles ressemblant aux palpes maxillaires; pattes intermédiaires et postérieures robustes, natatoires; lamelles branchiales disposées sur la surface intérieure des segments I — VIII de l'abdomen et composées de deux branches lancéolées: la première est simple, mais plus longue que la suivante.

Genre *Behningia* Lestage

Imago (♂). Front étroit, antennes très-rapprochées, disposées sur la ligne médiane du front, dirigées en avant; ocelles très grands, disposés sur le vertex derrière les yeux sur le bord postérieur de la tête (fig. 1).

Aile antérieure. Sc de l'aile antérieure cachée dans un pli; mais quand l'aile est déployée elle est visible sur toute sa longueur

et parallèle a R jusqu'au sommet de l'aile et ne confiue pas avec cette derrière (fig. 2) M se ramifié presqu'à la base de l'aile et avant RS; Cu_2 prend naissance de An_1 en divergeant brusquement. An_1 bifurque, avec une seule nervure interstitielle; An_2 va presque parallèlement à An_1; 5 paires de nervures rapprochées par deux; peu de nervures transversales: elles sont presque absentes dans les champs anals et cubitals, et il n'y en a pas sur toute l'étendue du bord postérieur de l'aile.

Pattes faiblement developpées, contractées (fig. 3). Paire antérieure est la plus longue, avec les articles des tarses soudés entre eux, formant un crochet recourbé avec une petite griffe, qui consiste en une seule lamelle (fig. 3, *a*).

Paire intermédiaire des pattes avec un tibia et un tarse atrophiés, ayant l'aspect d'une fine lamelle irrégulière; fémur court, épaissi (fig. 3, *b*). Les pattes postérieures aussi très raccourcies, divisées en trois parties: la partie proximale (hanche et trochanter?), la moyenne (fémur?) et la distale, qui est la plus petite (tibia et tarse?) (fig. 3, *c*). Pinces génitales à un article; lamelles des pinces très-longues, étroites: près de 2 fois plus longues, que les pinces elles-mêmes (fig. 4). 2 longs fils caudals et un médian très-court.

Type du genre *Behningia ulmeri* Lest. (du Volga).

Behningia ulmeri Lest.?

♂ imago (séché). Corps de couleur jaunâtre, les yeux et les ocelles noirs, antennes brun-clair. Thorax jaune, à peine brunâtre, coloré un peu plus fort que l'abdomen. Ailes blanches, de couleur trouble, un peu plus obscurcies vers le bord antérieur. Abdomen jaunâtre avec les premiers tergites (depuis 1—7) avec une raie transversale brunâtre; tergites 8 et 9 presqu' entièrement bruns — avec une raie claire latéralement et au bord postérieur. Dessus du 10ème tergite clair. Dessous de l'abdomen sans tache, coloré d'un jaune uniforme; rien que le 8ème sternite avec une tache ronde, foncée. Moitié apicale des lamelles du penis brun-foncé, fortement chitinisées; bout des pinces génitales plus foncés que leur bases. Fils caudals, pâles; celui du milieu court, brun. Front étroit, son bord antérieur, à peine visible, se trouve dans une concavité sous les antennes, qui occupe toute la surface de la tête entre les yeux; 2ème article des antennes un peu plus court que l'article basal et porte au sommet une soie fine, un peu plus longue que l'article 2. Ocelles très grands — tous les trois rapprochés et occupent presque tout le bord postérieur du vertex. Pronotum plat, presque carré, 2 fois plus large que long. Stigmes du prothorax garnis en haut d'une large bordure fondue, qui ressort des côtés du thorax, étant très visible d'en haut. Pattes peu développées: les antérieures sont les plus longues; le tibia un peu plus court que le fémur; les articles des tarses soudés ensemble et le tarse entier recourbé en crochet se terminant par un onglet (griffe); les pattes intermédiaires sont les moins

peveloppées, le fémur court, charnu, strié transversalement; tibia et tarse avec l'ongle réduit et métamorphosé en une fine lamelle allongée, de forme irrégulière, ayant l'aspect d'un lambeau; pattes postérieures: composées d'une courte partie basale (hanche et trochanter?) assez charnue, un fémur aussi strié transversalement est un peu aplati; tibia et tarse avec l'ongle ayant l'aspect d'une très petite feuille chitinisée de forme irrégulière. Pinces génitales à un article très allongé avec une partie apicale amincie, un peu recourbées à l'intérieur: les dimensions de ces pinces n'offrent rien de particulier. Les lamelles du pénis sont visibles sans agrandissement: deux fois plus grandes que les pinces elles-mêmes: elles ont la forme d'un bâtonnet et sont munies d'une concavité en forme de gouttière sur leur partie intérieure. Fils caudals très-longs: 3 fois et demie plus longs, que le corps; articles de ces fils s'allongent brusquement vers le bout, et leur aspect articulé disparaît complètement dans leur dernier tiers, qui est aplati et bordé de fins poils longs, tandis que les anneaux basals ont une pilosité très courte. Le fil médian caudal a près de 30 articles; longeur du corps 17 mm; du fil caudal 65 mm, du fil médian 5 mm. ♀ — inconnue. Trouvé dans les localités suivantes: Litvinzevo — embouchure du fleuve Amour, 21/VII 1910, 2♂ imago, et le fleuve Amour, près de Sophiysk 10/VIII 1911, 1 nymphe, B. K. Soldatov.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Н. А. КРАСИЛЬНИКОВ

ПРОАКТИНОМИЦЕТЫ

Проактиномицеты составляют особый род в семействе *Actinomycetaceae*. На разных стадиях развития они имеют строение то как у актиномицетов, то как у микобактерий, а в конце роста клетки их принимают кокковидную форму. Встречаются они в природе часто, особенно их много в почве.

По морфологическим, культуральным и физиологическим особенностям проактиномицеты резко различаются между собой и могут быть выделены в отдельные виды и разновидности.

В микробиологической литературе, особенно в медицинской, нередко встречаются описания организмов, строение и история развития которых напоминает, с одной стороны, актиномицеты, а с другой — бактерии или кокки. Иенсен (1931) предложил назвать их *Proactinomyces*. В зависимости от возраста культуры, от состава среды или условий развития они образуют то настоящий ветвящийся мицелий, то палочковидные или кокковидные клетки. Благодаря этому обстоятельству они квалифицируются в литературе по-разному: то как актиномицеты, то как бактерии, или же выделяются в отдельные роды. Еще Вольф и Израэль (Wolf и Israel, 1891) при описании выделенного ими лучистого грибка отличали его от штамма, выделенного Гарцем. По их наблюдению, он образует хорошо развитый мицелий только на курином белке, тогда как на обычных питательных средах он развивается в виде палочковидных или кокковидных форм. Кишенский (1888) выделил из актиномикозного узла один организм, который развивался при 32° в виде актиномицетных нитей, а при комнатной температуре — в виде палочек и кокков.

Эберман (1893) выделил из пораженной ткани человека грибок, который также развивался то в виде нитей, то в виде палочек и кокков. Нокар (Nocard, 1888) описал один штамм под названием *Bacillus du farcin de boeuf*, который, по наблюдению Берестнева (1897), на одних средах растет как туберкулезная палочка, на других имеет настоящий мицелий, как у актиномицетов.

При исследовании вакцин Грубер (Gruber, 1891) обнаружил «лучистый грибок», названный им *Micromyces Hoffmanni*. Этот организм сначала развивается в виде длинных ветвящихся нитей, затем последние распадаются на короткие палочки и кокки. Эппингером (Eppin-

ger, 1891) описан микроб под названием *Cladothrix asteroides*, который был выделен им из мозгового абсцесса у человека. Клетки его также сначала растут в виде длинных ветвящихся нитей, затем в виде палочек и кокков.

Такие же организмы были описаны многими другими авторами, как, например, Линьер и Спитц (Lignières и Spitz, 1904), Каминити (Caminiti, 1907), Шротмюллер (Schrottmüller, 1914), Эванс (Evans, 1918), Теннель (Tennel, 1918), Генрици и Гарднер (Henrici и Gardner, 1921), Берестнев (1897), Кедровский (1935) и др. Все эти авторы считают описанные ими штаммы возбудителями актиномикоза животных и человека. Из сапрофитов подобные организмы описаны Бейеринком (Beijerinck, 1903), Брусовым (Brussoff, 1934), Бокором (Bokor, 1930), Иенсеном (Iensen, 1931), Грей и Торнтоном (Gray и Thornton, 1928), Доорен де-Йонг (Dooren de Iong, 1927) и др., причем все авторы дают этим организмам различные родовые названия.

Вообще следует отметить, что благодаря своеобразию строения и развития номенклатура проактиномицетов весьма разнообразна. Приведу наиболее часто встречающиеся из них.

1. *Actinomyces*. Наиболее часто эти организмы носят название актиномицетов (Gasperini, 1894; Schrottmüller, 1914; Henrici, 1921 и др.). Эрсков, однако, подчеркивает, что при всем сходстве с типичными актиномицетами они все же достаточно резко отличаются от них. Поэтому он предложил назвать типичные формы лучистых грибков термином *Cohnistreptothrix*, а описываемые здесь организмы — *Actinomyces*.

2. *Streptothrix* — термин не менее распространен для обозначения описываемых здесь организмов (Kruse, 1896; Caminiti, 1907; Rossi-Doria, 1892; Silberschmidt, 1899 и др.).

3. *Cladothrix* — термин, предложенный Эппингером (1890) для типичного проактиномицета. Однако Росси-Дория (1891) переименовал его в *Streptothrix*, а позднее Гасперини (1892) в актиномицеты.

4. *Brevistreptothrix*. Линьер (Lignières, 1924), подчеркивая различие актиномицетов, описанных, с одной стороны, Гарцем (Harz, 1875) под названием *Act. bovis*, а с другой — Вольфом и Израэлем под названием *Act. hominis*, предложил последний выделить в особый род — *Brevistreptothrix*.

5. *Actinobacterium*. Название предложено Гаасом (Haas, 1906) для двух штаммов, выделенных им из актиномикозных узлов человека.

6. *Actinocladothrix*. Афанасьев (1889) дал это название организмам, выделенным им из пораженной ткани человека.

7. *Actinobacille* — родовое название, предложенное Линьером и Спитцем (1904) для группы организмов, строение которых напоминает в одних случаях актиномицеты, в других бактерии.

8. *Actinobacillus*. Брэнт (Brumpt, 1910) переименовал название *Actinobacille* в *Actinobacillus* с родовым представителем *Actinobacillus Lignieresi*.

9. *Actinococcus* — название, предложенное Бейеринком для сапрофитного организма, который развивался то как актиномицеты с длинными нитями, то как бактерии с палочковидными клетками, то как кокки с шаровидными клетками.

10. *Mycococcus*. Бокор (1930) описал один вид, разлагающий клетчатку; он имеет типичное строение и развитие проактиномицетов.

11. *Asteroides*. Пунтони и Леонарди (Puntoni и Leonardi, 1935) дали новое название по существу той же группе организмов.

12. *Proactinomyces*, как родовое обозначение, предложено Иенсеном (1931) для группы организмов, строение и история развития которых напоминают и актиномицеты и бактерии или, вернее, микобактерии.

Леман и Гааг (Lehmann и Haag) этот термин раньше ввели для обозначения семейства *Proactinomycetaceae*, в которое они включили два рода: 1) *Mycobacterium* и 2) *Corynebacterium*.

Все перечисленные здесь организмы с различными родовыми названиями представляют в сущности одну и ту же группу, характеристика которой приведена ниже.

Термин «проактиномицеты», как родовое обозначение, по моему мнению, является наиболее удачным из всех предложенных, так как он, во-первых, подчеркивает родственную связь с актиномицетами, а это, как будет показано ниже, действительно так, во-вторых, само название проще и легче запоминается; наконец, термин этот более распространен, чем другие.

Поэтому в дальнейшем изложении я применяю его для обозначения группы организмов, описываемой в этой статье.

Объектом моих наблюдений были проактиномицеты, выделенные из разных почв Заволжья. Всего выделено около 300 культур. Все они подробно изучены по одной и той же методике и при одних и тех же условиях.

Из почвы проактиномицеты изолировались обычным методом посева почвенной взвеси на агаровые питательные среды в чашках Петри. Уже на 3—5-й, а еще лучше на 10-й день роста при 25° можно видеть в чашках отдельные колонии, которые при первом взгляде мало отличаются от бактериальных, но при некотором опыте все же распознаются и число их легко подсчитать.

Наиболее характерные из них отсевались в пробирки и в дальнейшем подвергались изучению на разных питательных средах и при разных условиях роста.

Изучение цикла развития в каждом случае производилось в висячей капле и одновременно в массовых культурах.

Для культивирования проактиномицетов применялись обычные питательные среды, как то:

1. Мясопептонный агар, в дальнейшем обозначаемый МПА.
2. Сусло-агар (СА).

3. Пептонный агар (дестиллированная вода 1000.0, пептон 10.0, глюкоза 20.0, NaCl 6.0 и агар 20.0).

4. Яичная среда (куриные яйца — желток и белок — тщательно размешиваются; прибавляется третья часть щелочного мясопептонного бульона (МПБ), смешивается, разливается по пробиркам, стерилизуется 3 раза через 24 часа при температуре 80°).

Фиг. 1. Общий вид строения проактиномицетов в 1-сут. культуре. *a* — *Proact. citreus* n. sp., *b* — *Proact. ruber* n. sp.

5. Мясопептонная желатина (МПЖ).

6. Пептонная желатина (100.0 воды, 1.0 пептона, 0.5 и 10.0 желатины).

7. Сусло-желатина (СЖ).

8. Крахмальный агар: крахмал 10.0; K_2HPO_4 0.3; $MgCO_3$ 1.0; NaCl 0.2; KNO_3 0.5—1.0; вода дестиллированная 1000.0; агар 1.5%.

9. Синтетический агар. Основной питательный раствор Чапека: дестиллированная вода 1000.0, сахароза 2%, K_2HPO_4 0.5; $MgSO_4 7H_2O$ 0.5; NaCl 0.5; KNO_3 1.0; $FeSO_4$ 0.01%; мел в избытке. В качестве источника углеродного питания сахароза во многих опытах заменялась другими углеводами.

10. Картофель: нарезанный ломтиками и простерилизованный при 115° 30 минут.

11. Морковь.

12. Молоко обезжиренное.

13. Мясопептонный бульон (МПБ).

14. Пептонный бульон (ПБ), тот же состав, что № 3, но без агара.

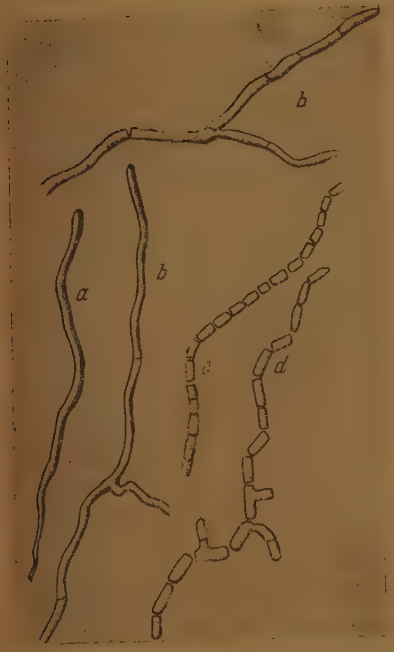
Кроме перечисленных сред, проактиномицеты культивировались также на многих других, как то: на среде Ваксмана, на картофеле, пропитанном глицерином, на парафине, на средах с различной кислотностью и с различной концентрацией солей и на других.

Строение проактиномицетов

В ранней стадии роста проактиномицеты имеют хорошо развитый мицелий; нити его в зависимости от вида и штамма либо длинные, с редкими ветками, прямые или слабо изогнутые (фиг. 1, *a*), либо короткие, сильно искривленные и с частыми ветками (фиг. 1, *b*). Поперечник нитей мицелия у разных видов различен. Наиболее часто он равен 0.6—0.8 μ, но у некоторых видов, например, у *Proact. citreus* n. sp., нити очень тонкие, 0.3—0.5 μ и не превышают 0.6 μ. Встречаются также отдельные культуры с более толстыми нитями

0.7—1 μ и даже 1.2—1.3 μ. В одном случае я имел штамм *Proact. ruber* n. sp., нити которого достигали 1.5 μ в поперечнике.

В первые сутки или только в первые часы роста развивающийся мицелий, как правило, без перегородок; все сплетение мицелия представляет в этот период одну единственную клетку. Вскоре, однако, появляются многочисленные перегородки, и нити мицелия распадаются на короткие палочковидные элементы (фиг. 2 и 3). Обра-



Фиг. 2. Образование перегородок внутри мицелия и распад его на отдельные элементы

Фиг. 3. *Proact. ruber* n. sp. 3-сут. культура в висячей капле МПЖ. Распад мицелия на короткие палочки

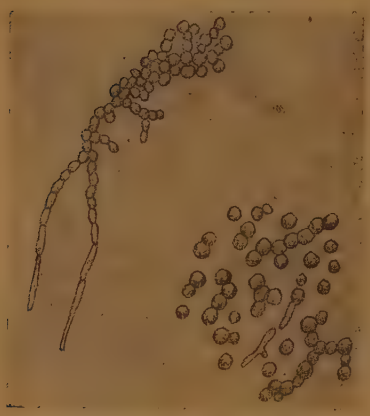
зование перегородок происходит либо по всей длине мицелия, либо только на боковых его ветках, причем в том и другом случае перегородки образуются всегда одновременно или почти одновременно. Они возникают обычно близко одна возле другой. Лишь у некоторых видов они редкие, расположенные на большом расстоянии друг от друга. В этом случае такие виды не представляют типичных проактиномицетов, они близко примыкают к актиномицетам, а вернее представляют промежуточные формы между ними.

Палочковидные клетки, только что образовавшиеся при распаде мицелия, имеют обычно правильную цилиндрическую форму с резко

обрезанными концами, затем они округляются (фиг. 2, *c*, *d*), слегка укорачиваются.

В процессе дальнейшего развития палочковидные клетки проактиномицетов в свою очередь распадаются на более короткие частицы и, наконец, вся культура или значительная часть клеток превращаются в кокковидные формы (фиг. 4). Эти последние либо пребывают в состоянии покоя, либо продолжают некоторое время размножаться дальше по типу микрококков, т. е. делением, а иногда и перешнуровыванием и почкованием.

При пересеве на свежий субстрат кокковидные клетки прорастают в мицелий. Весь описанный здесь цикл развития протекает с различной скоростью, в зависимости от вида или состава среды, а также от условий роста. На белковых средах (МПА, МПЖ и др.) многие культуры имеют кокковидные клетки уже спустя 24—30 час., а некоторые только на 3—5-е сутки. На суслоагаре развитие идет медленнее. При низкой температуре — 10—15° образование кокковидных клеток наблюдается значительно позднее, чем при 25°.



Фиг. 4. *Proact. ruber* n. sp. 7-сут. культура в висячей капле МПЖ. Клетки кокковидные 0.8 μ в диаметре

В жидких культурах нити у большинства проактиномицетов распадаются до палочковидных клеток. Кокковидных форм либо вовсе нет, либо они встречаются в ограниченном количестве. Свободный приток кислорода ускоряет процесс образования «кокков». Последние образуются быстрее на поверхности колоний. Если осторожно снять поверхностный слой колонии и приготовить из него препарат, то можно получить совершенно однородную картину кокковидных клеток, тогда как в глубине колоний в это же время встречаются еще палочки и даже нити. В том случае, когда петлей захватываются глубокий и поверхностный слои колонии одновременно, в препарате встречаются среди кокковидных клеток и палочковидные и нитевидные элементы.

Нити проактиномицетов при развитии на твердых субстратах проникают в глубину последних и там претерпевают такие же изменения, как и на поверхности, но более медленным темпом. Там также нити сначала распадаются на палочки, а затем на кокковидные элементы.

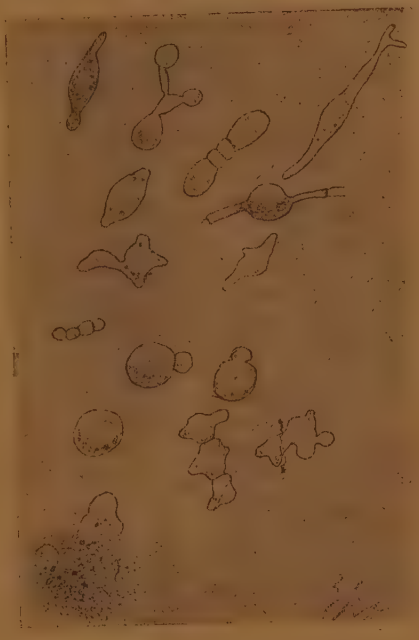
Впрочем, не все проактиномицеты в своем развитии превращаются в кокки. Некоторые из них, как, например, *Proact. actinomorphus* n. sp., ограничиваются распадом на палочки большей или меньшей

длины или образуют кокки, но в ограниченном количестве и только на некоторых средах.

Многие проактиномицеты заканчивают цикл развития образованием покоящихся клеток. Последние образуются из кокковидных. Они имеют такую же шаровидную форму, обычно несколько крупнее вегетативных кокков, и плазма их несколько плотнее и резче преломляет свет.

Покоящиеся клетки в отличие от вегетативных форм при пересеве на свежий питательный субстрат прорастают так же, как споры актиномицетов или как споры грибов, т. е. образуют 2—3 ростка, которые затем вырастают в мицелий.

В старых культурах (1—1.5 мес.), кроме описанных форм, у проактиномицетов встречаются другие клетки различной формы и величины. Довольно часто встречаются раздутые шаровидные, лимоновидные 1—1.5 μ в диаметре, затем амебоидные, веретеновидные, клетки с ветками, с почками и другие (фиг. 5). Такие клетки формируются из обычных нормальных клеток путем простого разбухания; они одиночные или соединены в длинные цепочки; иногда такие цепочки имеют боковые ветки таких же раздутых клеток.



Фиг. 5. Involюционные и раздутые клетки проактиномицетов

Плазма раздутых клеток вакуолистая или грубозернистая, а иногда клетки почти целиком заполнены одной большой вакуолью. Вообще среди них можно найти клетки с совершенно нормальным содержимым и одновременно такие, которые представляют явно дегенеративные формы. Первые при пересеве на свежий питательный субстрат прорастают в мицелий, как нормальные клетки.

Клетки сильно раздутые, с резко перерожденной и вакуолистой плазмой разрываются, а содержимое их выходит наружу в виде зернистой массы; на свежем субстрате они не прорастают. Эти клетки следует рассматривать как инволюционные формы.

Каких-либо репродуктивных образований внутри этих клеток не встречается, поэтому нет оснований считать их гонидангиями, как это делают некоторые авторы в отношении бактерий и микобакте-

рий. Иногда при обильном распаде инволюционных клеток содержимое их сливается в протоплазматическую, мелкозернистую массу, напоминающую собой так называемую «симплазму». В ней также не обнаруживается репродуктивных телец, и вся эта масса представляет мертвый продукт, а не стадию развития, как это утверждает Кобер (Kober, 1929). Надо полагать, что этот автор наблюдал отдельные клетки, попавшие в зернистый распад или, как он называет, «симплазму», со стороны, и таким образом они ввели его в заблуждение. Это тем более вероятно, что в культурах проактиномицетов встречаются чрезвычайно мелкие клетки, которые при известной установке легко принять за особые регенеративные тельца.

Фиг. 6. Образование хламидоспор у проактиномицетов

Помимо инволюционных клеток в культурах некоторых проактиномицетов встречаются особые клетки, которые можно рассматривать как хламидоспоры. Они образуются интеркалярно, по ходу мицелия, за счет плазмы последнего. Причем на образование хламидоспор уходит не вся плазма нити, а только часть ее с определенного участка. Плазма при этом концентрируется в небольшой комочек, который округляется, покрывается оболочкой и превращается в самостоятельную клетку (фиг. 6). Хламидоспоры имеют округлую или правильно шаровидную форму, с густой, резко преломляющей свет плазмой. Величина их значительно превышает поперечник мицелия, обычно 1—1.2 μ, а иногда они достигают 1.5 μ в диаметре. Встречаются хламидоспоры редко и только у некоторых видов; у одного штамма (№ 41) *Proact. ruber* n. sp. они образуются в большом количестве (фиг. 6, *a*).

У некоторых проактиномицетов в старых культурах встречаются чрезвычайно мелкие клетки 0.3 μ и меньше, вплоть до пределов видимости, и возможно, что имеются клетки, которые совершенно невидимы даже в лучшие оптические системы. Мелкие клетки круглой формы, со светлой плазмой, и выглядят, как зерна; они способны прорастать в обычный мицелий. Не исключена возможность, что такие клетки проникают через мелкопористые фильтры. Образование их происходит разным путем: либо путем почкования, либо делением клетки.

Проактиномицеты не обладают активным движением.

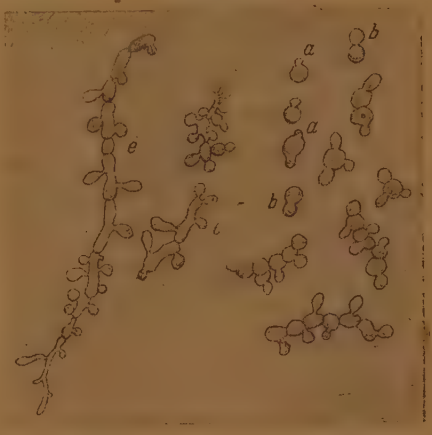
Клетки окрашиваются по Граму. По Циль-Нильсену они не окрашиваются, т. е. клетки некислотоустойчивы. Впрочем, у красных и оранжевых штаммов (*Proact. ruber* n. sp.) клетки на некоторых средах (на жирах, воске, картофеле) обесцвечиваются кислотой

(5% HCl) медленнее, чем у бесцветных форм (*Proact. albus*) или желто-лимонных (*Proact. citreus*).

При одновременном окрашивании тех и других можно уловить момент, когда последние будут совершенно обесцвечены, тогда как первые (*Proact. ruber*) остаются еще окрашенными; после дополнительной окраски генциан-виолетом одни окрашиваются в фиолетовый цвет, другие остаются красными. Таким образом при сравнении отдельных видов проактиномицетов можно говорить об относительной кислотоустойчивости. Но если сравнивать проактиномицеты с туберкулезными палочками, то все они будут некислотоустойчивы.

Размножение проактиномицетов

Клетки проактиномицетов размножаются делением и почкованием. Как уже отмечалось выше, нити мицелия сначала распадаются на короткие палочки путем образования поперечных перегородок. Палочковидные клетки либо дальше распадаются на более короткие элементы, вплоть до кокков, либо некоторое время они продолжают увеличиваться в длину и размножаются, как микобактерии, т. е. образуют поперечные перегородки и делятся пополам или перешнуровываются.



Фиг. 7. Почкование у проактиномицетов—*Proact. ruber* n. sp. Наблюдение в висячей капле пивного сусла

Почкование у проактиномицетов наблюдается часто. Оно в сущности не отличается от процесса ветвления. Только в последнем случае образовавшиеся боковые выросты достигают значительной длины, а при почковании они мелки и не превышают величины материнской клетки. Почкование наиболее отчетливо выражено у коротких палочковидных клеток, а еще лучше у округлых и шаровидных. В последнем случае на любом месте поверхности клетки сначала появляется бугорок (фиг. 7, *a*), который затем увеличивается и, достигнув определенной величины, часто величины материнской клетки, отпадает от нее (фиг. 7, *b*). На одной и той же клетке может быть от одной до трех и более почек. Такие клетки несколько напоминают дрожжевые организмы. Цилиндрические клетки образуют почки либо на конце (фиг. 7, *c*), либо на боковой поверхности в виде короткой ветки (фиг. 7, *e*).

Почки соединены с материнской клеткой либо широким каналом, либо более или менее тонким перешейком. Иногда у проактиноми-

цетов почки образуются на боковой поверхности мицелия. Эти почки имеют цилиндрическую форму разной величины, но не вытягиваются в длинные ветки. Они обычно не превышают 7—10 μ. Такие почки легко отваливаются от породившей ее нити и превращаются в самостоятельные клетки. Они с таким же правом могут быть названы короткими ветками.

Лиске (Lieske, 1921) наблюдал такие же почки у короткогифных актиномицетов, т. е. у проактиномицетов, и называет их спорами; это не соответствует терминологии, принятой в микробиологической номенклатуре.

Типичные проактиномицеты, как правило, не образуют воздушного мицелия, но на некоторых средах колонии отдельных видов покрываются очень тонким налетом воздушных коротких веток. Каждая такая ветка превращается в плодоносец и отходит непосредственно от поверхностного мицелия колонии. Воздушный плодоносец всегда прямой или слегка искривленный, волнистый, но никогда не закручивается в спираль. В процессе созревания каждая ветка-плодоносец расчленяется поперечными перегородками на равные цилиндрические клетки (фиг. 8, *b*), которые, по аналогии с таким же образованием плодоношения у некоторых актиномицетов, следует назвать о и д и о с п о р а м и. Этот термин предложен Нейкирхом (Neukirch, 1902) для плодоношений, образующихся у актиномицетов путем сегментации нитей, в отличие от спор, формирующихся путем фрагментации плазмы внутри плодоносных веток. Описанный способ образования оидиоспор у проактиномицетов совершенно аналогичен с сегментационным образованием оидиоспор у актиномицетов.

Фиг. 8. Образование оидиоспор у *Proact. albus* n. sp. 10-сут. культура на сусло-агаре

Оидиоспоры проактиномицетов имеют сначала правильную цилиндрическую форму с резко обрезанными концами, затем последние слегка округляются, а сами оидиоспоры несколько раздуваются и принимают овально-продолговатую форму (фиг. 8, *c*). По внешнему виду и форме оидиоспоры не отличаются от палочковидных клеток, образующихся при распаде вегетативного мицелия, но последние могут расти и размножаться как вегетативные клетки, сохраняя палочковидную форму, тогда как оидиоспоры не размножаются: они прорастают непосредственно в мицелий.

Плазма оидиоспор почти не отличается от плазмы вегетативных клеток, лишь в некоторых случаях оидиоспоры более блестящи

и резче преломляют свет; она однородная, на концах их образуются крупные зернышки питательного вещества (фиг. 8, *c*). Величина оидиоспор у разных видов неодинакова, она колеблется в пределах от 1.2 до 2.5 $\mu \times 0.7 \mu$. У одного и того же вида величина спор сохраняется постоянно.

Фиг. 9. Прорастание оидиоспор у проактиномицетов. Наблюдение в висячей капле мясопептонного бульона

Прорастают оидиоспоры следующим образом: на конце клетки образуется один или два ростка, которые вытягиваются в длину и превращаются в нить, а затем в мицелий (фиг. 9, *a*). Часто оидиоспоры прорастают одновременно с обоих концов, образуя 2—4 ростка (фиг. 9, *b*).

Фрагментационное образование спор у проактиномицетов встречается крайне редко. В своих исследованиях я наблюдал его только в двух случаях — у *Proact. ruber* (штаммы № 43 и 57), а в литературе вообще нет указаний на спорообразование у принадлежащих к этой группе организмов.

Образование спор происходит таким образом. В отдельных ветках вегетативного мицелия плазма распадается на отдельные участки или фрагменты, которые несколько уплотняются (фиг. 10, *a*), получают ясно очерченные контуры и превращаются в отдельные клеточки споры (фиг. 10, *b*). Между отдельными спорами или фрагментами наблюдаются пустые промежутки, которые иногда могут быть приняты за поперечные перегородки.

Фиг. 10. Образование спор у проактиномицетов. 7-сут. культура на синтетическом агаре

После того как споры созрели, оболочки нити растворяются, и споры освобождаются наружу (фиг. 10, *c*). Молодые споры имеют овальную или продолговатую форму, но затем они округляются и становятся по мере созревания шаровидными, 0.7 — 0.8 μ в диаметре. Плазма спор по внешнему виду мало чем отличается от плазмы вегетативных клеток, она лишь несколько плотнее и резче преломляет свет. Иногда внутри них обнаруживается мелкое зернышко метахроматина (фиг. 10, *e*). Число спор не превышает 5—6, а чаще 4 в клетке.

Такое спорообразование, как это отмечено в моей статье в 1934 г., наблюдается часто у многих штаммов микобактерий. Оно также близко напоминает фрагментационное спорообразование у актиномицетов (см. Красильников, 1933, и Крисс, 1936). Прорастают споры проактиномицетов так же, как и споры грибов, актиномицетов и микобактерий, т. е. на поверхности споры появляется бугорок, который вытягивается в ростковую трубку (фиг. 11, *a* и *b*) и превращается в нить и в мицелий. У одной и той же споры часто образуются одновременно 2 — 4 выроста (фиг. 11, *c*).

Фиг. 11. Прорастание спор проактиномицетов. Наблюдение в висячей капле мясопептонного бульона

Я уже отметил, что спорообразование у проактиномицетов встречается весьма редко. Большинство их не образует спор вообще в условиях лабораторного культивирования, но не исключена возможность, что они образуют споры в естественном субстрате, например в почве или в ткани живого организма.

Подводя итог морфологической картине и истории развития проактиномицетов, можно сказать, что эти организмы в ранней стадии развития имеют такое же строение, как актиномицеты. Всякий наблюдатель, увидев их под микроскопом в этот период, отнес бы их безусловно к последним. В дальнейшем цикле развития мицелий превращается в палочковидные элементы; в этой стадии культуры проактиномицетов напоминают бактерий или, вернее, микобактерий. И, наконец, третья стадия развития — образование кокковидных клеток из палочковидных — напоминает собой типичные культуры микрококков.

Таким образом один и тот же организм в зависимости от стадии роста можно принять то за актиномицеты, то за бактерии, то за микрококки. В литературе не раз отмечались подобные превращения нитевидных форм в палочковидные и кокковидные, и это часто приводило авторов в смущение. Авторы, не подозревая, что они имеют дело с особыми организмами, далеко стоящими как от бактерий, так и от микрококков, пытались наблюдаемые ими превращения объяснить плеоморфизмом, доказывая, таким образом, справедливость теорий, выдвинутых Ленисом (Löhnis, 1921), Эндерлейном и другими. Кельц (Koelz, 1933) наблюдал такой плеоморфизм у актиномицетов. Он так и озаглавил статью: «О необычайных кокковидных формах у актиномицета».

Витерн (Wittern, 1933) при изучении группы организмов, называемых «микробактериями», описал одну палочку — *Microbacterium*

mesentericus, которая по его наблюдению весьма полиморфна. В культурах этого организма автор наблюдал длинные ветвящиеся нити; многие из них имеют перегородки и распадаются на палочки. В старых культурах находится масса кокковидных клеток. Автор не дает описания последовательного развития изученного им организма, но, судя по его словам, а также по приложенным рисункам, можно с несомненностью установить в нем представителя проактиномицетов.

Недавно Колейн (Colein, 1935) описал случай превращения желтого микрококка в палочковидные и нитевидные организмы. Такие же наблюдения описали Новак и Генрици (Novak и Henrici, 1933). Эти авторы изолировали из фильтрата актиномицетов один штамм микрококка, который затем при дальнейшем культивировании давал палочковидные и нитевидные формы.

О чем говорят эти факты?

Действительно ли авторы имели дело с микрококком, который благодаря своей полиморфности давал и палочковидные и нитевидные клетки, или у них были представители проактиномицетов? Едва ли стоит об этом распространяться. Организмы, описанные упомянутыми авторами, не представляют собой настоящих представителей рода *Micrococcus*, так как характеристика последних не допускает наличия у них палочек и тем более нитей.

Надо полагать, что авторы имели дело с проактиномицетами или с микобактериями, а исходные культуры представляли лишь конечную стадию их роста.

Упомянутые выше авторы приводят свои наблюдения как доказательство наличия широкого плеоморфизма у бактерий вообще. Примеры, как видно из изложенного, мало удачные и недоказательные.

Можно было бы привести много подобных примеров, свидетельствующих о превращении «кокков» и «бактерий» в палочковидные и нитевидные формы. Особенно богата такими сообщениями медицинская литература в области изучения туберкулезных культур и дифтероидов. Этот вопрос я собираюсь осветить более подробно в сводной работе, здесь же ограничусь лишь указанием на то, как надо быть осторожным при обобщении полученных результатов.

Сторонники теорий Лениса, Эндерлейна и других немало привлекли материала из наблюдений, относящихся в сущности к проактиномицетам, микобактериям и микококкам, т. е. организмам, генетически близко стоящим между собой и ничего общего не имеющим с бактериями. Как микобактерии (см. статью 1932 г.), так и проактиномицеты имеют свою циклогению, которая присуща им, как всякому другому живому существу. Их цикл сопровождается более резкой сменой форм, и то, что специфично для них, совершенно неспецифично для бактерий.

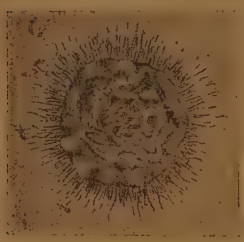
По внешнему виду строения и по циклу развития проактиноми-

цеты весьма близко напоминают грибки из рода *Oidium*. У последнего также образуется сначала мицелий, который распадается на мелкие клетки — оидии.

Культуральные особенности проактиномицетов

В отличие от актиномицетов колонии проактиномицетов никогда не бывают плотными, кожисто-хрящевидными; они всегда имеют тестообразную консистенцию, легко захватываются платиновой петлей и равномерно размазываются по стеклу.

Поверхность колоний у проактиномицетов сначала гладкая, блестящая, выпуклая. Такие культуры напоминают скорее колонии бактерий. Спустя несколько пересевов большинство из них становятся бугристыми, складчатыми или зернистыми, матовыми или слабо блестящими.



Фиг. 12. Общий вид колонии проактиномицетов. Образование мицелиальной зоны вокруг колонии

Вокруг колонии у проактиномицетов наблюдается широкая мицелиальная зона, видимая при малом увеличении микроскопа (окуляр IV, объектив 3, Рейхерта). Состоит эта зона из нитей мицелия, отходящих от края колонии в субстрат (фиг. 12).

У отдельных штаммов некоторых видов проактиномицетов (*Proact. albus*, *Proact. actinomorphus*) колонии покрываются иногда тонким налетом плодоносных веток, но не воздушного мицелия. Эти воздушные ветки, как указано выше, вскоре расчленяются на короткие палочковидные клетки — оидиоспоры. Налет этот белого, белоснежного цвета или слегка розоватый в зависимости от вида организма.

Очень редко встречаются среди проактиномицетов и такие, которые образуют на поверхности колоний настоящий воздушный мицелий. Нити последнего длинные, ветвящиеся, вскоре септируются и распадаются на палочковидные элементы большей или меньшей длины. Воздушный мицелий белый. Такие культуры проактиномицетов по виду очень похожи на актиномицеты, и большинство из них представляют промежуточные формы между типичными проактиномицетами и актиномицетами; во всяком случае они не являются типичными для описываемой здесь группы организмов.

Большинство же проактиномицетов воздушного мицелия никогда не образует. Колонии их при разных условиях роста, на разных питательных средах и в разном возрасте остаются всегда голыми.

Окраска колоний у проактиномицетов разнообразна. Имеются синие, фиолетовые, красные, оранжевые, желтые, зеленые, есть и бесцветные проактиномицеты. Кроме того, в значительном количестве встречаются культуры со смешанной окраской колоний, например желто-зеленые, красно-желтые, бурокрасные.

Синие проактиномицеты были описаны Бейеринком (1914). Этот автор описал один штамм под названием *Actinococcus cyaneus*; по морфологическим особенностям и циклу развития это — типичный проактиномицет.

Пигмент этого организма, окрашивающий колонию и среду в темносиний цвет, растворим в воде и нерастворим в органических растворителях (в спирте, ацетоне и др.). На кислотность среды пигмент реагирует, как лакмус: в кислой среде он становится красным, а в щелочной синим. Мюллер (1903) и Крисс (1936) описали точно такой же пигмент у актиномицетов и микобактерий; они относят его в группу антоцианов.

Берестнев (1897) описал один штамм актиномицетов — *Act. Gabritschewskii*, который по морфологическим признакам должен быть отнесен к проактиномицетам. Этот штамм образует фиолетовый пигмент, свойства которого резко отличаются от вышеописанного. Он растворяется в воде, в спирте и некоторых других растворителях; от кислотности среды он не изменяет своего цвета. Эти два организма мной ни разу не были найдены.

Красные проактиномицеты (*Proact. ruber* n. sp., *Proact. corallinus* Jensen) встречаются в почве сравнительно часто. Они образуют красный пигмент, который окрашивает только колонии; он не диффундирует в среду, не растворяется в воде, но растворяется в спирте, эфире, ацетоне и других растворителях. У разных штаммов *Proact. ruber* яркость колоний различна; у одних колонии окрашены в темнокрасный, кроваво-красный, в оранжевый цвет; у других они слабо-красные, кирпично-красные и до бледнорозового цвета. Иногда колонии окрашены смесью красного и бурого пигмента или красного и желтого. В зависимости от среды окраска у некоторых штаммов меняется от темнокрасного до оранжевого или кирпично-желтого, но она не переходит в чисто желтый или другой какой-либо цвет. Вообще можно сказать, что у многих штаммов красная, оранжевая, кирпично-розовая расцветки могут переходить одна в другую. Некоторые же штаммы, наоборот, строго сохраняют свою определенную окраску на протяжении уже нескольких лет.

Как показали исследования Крисса[1], красящее вещество разных штаммов *Proact. ruber* не одинакового состава, большинство из них имеет смесь двух пигментов, отличающихся между собой различной растворимостью в эфире и бензине, а также спектроскопической картиной.

По своим свойствам все они, однако, могут быть отнесены к каротиноидной группе. Разные пигменты, входящие в состав красящего вещества одного и того же штамма, повидимому, могут быть в различном количественном соотношении; в зависимости от

[1] Работа еще не закончена, находится в состоянии экспериментов.

условий роста преобладает тот или другой из них, благодаря чему меняется окраска культур.

Желтые проактиномицеты (*Proact. flavus* n. sp.) окрашены в ярко-желтый цвет или в цвет едкого лютика. Впрочем, есть штаммы с примесью буроватого вещества, которое придает колонии грязноватый оттенок. Пигмент в среду не выделяется, в воде не растворяется. Встречаются такие проактиномицеты редко.

Довольно часто встречаются в почве штаммы желто-лимонного или желто-зеленоватого цвета, цвета недозрелого лимона. Пигмент их окрашивает только колонии, в среду не проникает, в воде не растворяется.

Зеленые проактиномицеты встречаются в почве крайне редко. Мной выделен один штамм, колонии которого окрашены в зеленый цвет. Пигмент не растворяется ни в воде, ни в органических растворителях (спирт, эфир, ацетон, бензол, сероуглерод, хлороформ, органические кислоты).

Кроме приведенных расцветок колоний, у проактиномицетов встречается иногда бурое вещество, по всей видимости образующееся за счет окисления тирозина. Это вещество интенсивнее накопляется в белковых средах и на картофеле; на синтетическом субстрате либо вовсе не образуется, либо образуется в слабой степени. Оно диффундирует в среду, но колонии не окрашивает.

Наиболее часто распространены в почве бесцветные проактиномицеты. Они никогда и ни при каких условиях не образуют пигмента. Колонии их беловатые или серовато-белые.

Окраска культур у каждого вида проактиномицетов является весьма стойким признаком. На протяжении нескольких лет (2—4 года) выделенные мной культуры строго сохраняют первоначальный цвет. У некоторых штаммов *Proact. ruber* изменение происходит только в известных пределах, от красного до оранжевого или кирпично-желтого и обратно, но не дальше. Мной ни разу не наблюдалось, чтобы желтые штаммы переходили в красные или в зеленые, и наоборот. Культивирование штаммов на разных средах и при разных условиях не вызывает изменений в окраске.

Лишь у отдельных штаммов лимонных проактиномицетов (*Proact. citreus*) наблюдается постепенная потеря окраски. Эти штаммы, выделенные мной из почвы и имевшие вначале ярколимонную окраску колоний, спустя 2—3 года пребывания на питательном агаре постепенно утратили свой цвет и стали почти бесцветными. У некоторых из них после проведения через почву удалось восстановить первоначальную окраску, а некоторые остались бесцветными и по настоящее время.

Физиология проактиномицетов

Проактиномицеты более требовательны к выбору пищи, чем актиномицеты. Они развиваются далеко не на всех субстратах, на

которых могут расти актиномицеты, но все же они ассимилируют достаточно разнообразные органические вещества.

Проактиномицеты хорошо развиваются на белковых средах, например на яичном белке, на мясопептонных средах, на желатине и других. Как источник азотистого питания они хорошо усваивают также пептон, затем неорганический азот — аммонийные соли и нитраты. На синтетических средах с единственным источником неорганического азота — $(NH_4)_2SO_4$, KNO_3 мощность развития их не уступает таковому на белковых средах, а в некоторых случаях, например штаммы *Proact. ruber*, растут даже лучше, причем культуральные и некоторые морфологические признаки на этой среде выражены более характерно, чем на МПА, на сусло-агаре и многих других; например, окраска на синтетическом агаре всегда более ясная и чистая, без примесей. Поэтому эта среда рекомендуется мной как обязательная для сравнительной характеристики и классификации изучаемых видов проактиномицетов.

Изучая сравнительный рост выделенных мной проактиномицетов на средах с различным источником азотистого питания, я пришел к выводу, что разные виды предпочитают разные среды. Красные, оранжевые (*Proact. ruber*) и зеленые (*Proact. viridis* n. sp.) проактиномицеты наиболее мощно развиваются на синтетическом агаре и на сусло-агаре, тогда как желто-зеленые проактиномицеты (*Proact. citreus* n. sp.) предпочитают МПА, ПА и другие белковые среды. Желтые штаммы (*Proact. flavus* n. sp.) одинаково хорошо растут как на белковых средах, так и на средах с неорганическим азотом.

Что касается белых проактиномицетов, то здесь наблюдается пестрота: одни штаммы несколько лучше развиваются на МПА, другие на синтетическом: одни усваивают лучше аммонийный азот, другие нитратный, но все одинаково хорошо растут на нейтральном сусло-агаре, т. е. на пивном сусле с избытком мела.

Вообще следует отметить, что на сусло-агаре, нейтрализованном мелом, развитие проактиномицетов значительно лучше, чем на многих других средах, причем колонии имеют менее плотную консистенцию, а у некоторых штаммов даже принимают слизистый вид. Клетки на этой среде более крупные, диаметр мицелия больше, а в старых культурах чаще встречаются дрожжеподобные формы с массовым почкованием.

На картофеле проактиномицеты растут примерно так же, как на синтетическом агаре, с таким же морфологическим и культуральным видом. Те культуры, которые развиваются слабо на синтетическом агаре, слабее растут и на картофеле. Пигментация на этой среде выражена хорошо. Клетки на картофеле у одних видов, например у *Proact. citreus*, сильно измельчаются, поперечник нитей достигает 0.3 μ и даже меньше. Некоторые культуры этого вида на картофеле почти сплошь превращаются в мелкозернистую мас-

су. У других видов (*Proact. ruber, Proact. albus*) наблюдается обратная картина: клетки разбухают до 1.2—1.3 μ и даже больше.

На моркови развиваются проактиномицеты слабо, а многие вовсе не растут.

На жидких средах проактиномицеты также дают различную картину. На МПБ, ПБ, на жидкой синтетической среде красные, оранжевые и зеленые проактиномицеты не образуют мути, бульон остается прозрачным, культуры растут на поверхности в виде более или менее плотного, толстого кольца или пленки; на дне они образуют комковатый или зернистый осадок. Желтые штаммы образуют муть в первые дни роста, затем она исчезает, а на дне появляется осадок. Лимонные штаммы (*Proact. citreus*), а также многие культуры белых проактиномицетов (*Proact. albus*) дают в бульоне сильную муть, которая долгое время не оседает на дно. На поверхности жидкой среды развивается кольцо или пленка.

В качестве источников углеродного питания проактиномицеты могут использовать различные вещества. Они хорошо усваивают сахара — глюкозу, мальтозу, маннозу, галактозу, сахарозу, левулезу, слабее лактозу. Некоторые штаммы (*Proact. lactis*), наоборот, развиваются на лактозе лучше, чем на других сахарах. На крахмальной среде хорошо растут белые и лимонные проактиномицеты (*Proact. albus* n. sp., *Proact. citreus*), желтые (*Proact. flavus*) развиваются слабо, а красные, оранжевые и зеленые (*Proact. ruber, Proact. viridis*) вовсе не растут или растут очень слабо. Из органических кислот (соли натрия) проактиномицеты усваивают хорошо лимонную и уксусную, плохо муравьиную, яблочную, винную и совсем не усваивают молочной и янтарной. Некоторые проактиномицеты развиваются при слабых концентрациях спирта (2—3%). Многие проактиномицеты хорошо развиваются на жирах, воске и парафине.

В качестве источников углеродного питания нашей сотрудницей Таусон были испробованы жиры как растительные (подсолнечное масло, льняное, конопляное и кокосовое), так и животные (бараний жир, говяжий и сливочное масло).

Ею было установлено, что разные проактиномицеты развиваются на этих жирах неодинаково. Наиболее энергично развиваются штаммы *Proact. ruber*, *Proact. corallinus* и желтые — *Proact. flavus*. Зеленые проактиномицеты (*Proact. viridis*), а равно и лимонные (*Proact. citreus*) либо вовсе не растут, либо растут очень слабо. Точно так же слабо развиваются и все белые формы — *Proact. albus, Proact. albus lactici.*

На парафине растут главным образом красные (*Proact. ruber*), оранжевые (*Proact. salmonicolor*) и некоторые из желтых проактиномицетов (*Proact, flavus*); белые, лимонные (*Proact. citreus*) и зеленые (*Proact. viridis*) обычно не развиваются на этом субстрате или развиваются слабо. Число развивающихся штаммов на воске

еще меньше; преимущественно на нем растут красные и некоторые оранжевые и розовые штаммы.

Так как в литературе описаны штаммы проактиномицетов, способные разлагать клетчатку, то я засевал свои культуры и на этом субстрате, т. е. на полосках фильтровальной бумаги, погруженной в питательный раствор Бесса[1].

Среди выделенных культур встречаются штаммы единичные (*Proact. cytophagus* и др.), которые развиваются довольно энергично на клетчатке, большинство же либо совсем не развивается, либо дает едва заметный рост. При развитии *Proact. cytophagus* на клетчатке распада ее, однако, не обнаруживается, наблюдается лишь некоторое ее просветление и буроватая пигментация.

По всей видимости, распад бумаги в данных условиях опыта протекает крайне слабо, но что он имеется, свидетельствует интенсивность развития на ней проактиномицетов. Едва ли можно такой рост объяснить за счет незначительных примесей, находящихся в бумаге и в реактивах. Против этого также говорит и то, что другие штаммы не развиваются на том же субстрате.

Ферментативная деятельность у проактиномицетов довольно резко различается у разных видов, причем эта особенность довольно характерна и стойко сохраняется для всех штаммов.

Отношение к желатине у разных видов проактиномицетов различное. Красные (*Proact. ruber*), оранжевые (*Proact. corallinus*) проактиномицеты, как правило, не разжижают желатины. Опыты производились на мясопептонной желатине, на желатине с одним только пептоном, на желатине с водопроводной водой (желатина 10.0, водопроводная вода 100.0), на сусло-желатине, на желатине в синтетическом растворе, а также на желатине с различной концентрацией pH (pH=5, 6, 7, 8 и 9). Во всех случаях получен отрицательный результат. Упомянутые проактиномицеты не разжижали желатины в течение 45 дней, а некоторые штаммы выдерживались до двух месяцев с тем же результатом.

Точно так же желатину не разжижает *Proact. viridis*. Желтые проактиномицеты (*Proact. flavus*) разжижают желатину медленно, процесс начинается не ранее 20—30 суток или еще позже, причем этот процесс до конца не доходит, часть желатины остается не разжиженной. Молодые культуры, несмотря на хороший рост, не проявляют протеолитической способности на желатине. Это обстоятельство наводит на мысль, что существующий у них протеолитический энзим не выделяется при жизни клеток, но со смертью последних (что бывает в старых культурах) он освобождается и производит соответствующее действие. Такое заключение подтверждается еще следующими наблюдениями.

[1] См. Смелянский, Практический курс микробиологии, 1924.

Предварительно убитая культура (нагретая при 50° в течение 20 час.) не развивается на мясопептонной желатине, но разжижение ее происходит. Особенно такое явление часто бывает, когда высевают очень старые культуры, потерявшие уже жизнеспособность. Этот факт наблюдается не только у проактиномицетов, но и у некоторых других организмов, например у актиномицетов. При искусственном умерщвлении путем нагревания при 60° удается сохранить активность протеолитического фермента.

Это обстоятельство следует учитывать при установлении протеолитической характеристики микроорганизмов вообще. Все культуры, будь то проактиномицеты, актиномицеты, микобактерии или бактерии и грибы, если они разжижают желатину спустя долгое время, то надо полагать, что этот процесс происходит за счет фермента, освобожденного из клеток, уже погибших. Такое разжижение желатины следует отличать от разжижения, вызываемого молодыми культурами, выделяющими этот фермент при жизни клеток.

Исходя из этого, следует желтые штаммы проактиномицетов (*Proact. flavus*) считать неактивными формами в отношении разжижения желатины.

Лимонные проактиномицеты (*Proact. citreus*) в отличие от указанных довольно энергично разжижают желатину. Все штаммы этого вида, числом около 60, вызывают разжижение уже на 2—3-й день, и лишь немногие на 5—6-й день роста, причем они одинаково быстро разжижают желатину как с кислой, так и с щелочной реакцией. В этом отношении они противоположны красным и оранжевым проактиномицетам.

Способность разжижать желатину у проактиномицетов настолько тесно связана с окраской колоний, что уже по одному этому признаку можно почти безошибочно предугадать, какова эта способность у того или другого вида.

У белых проактиномицетов (*Proact. albus*) способность разжижать желатину у разных штаммов выражена различно. Одни из них вызывают разжижение в первые дни роста, другие спустя 10—15 дней и даже позже, на 20—30-е сутки; есть такие штаммы, которые вовсе не разжижают желатины.

Отношение к молоку у разных видов проактиномицетов далеко не одинаковое. Штаммы *Proact. ruber* развиваются на молоке хорошо, но не изменяют его внешнего вида: молоко не коагулируется и не пептонизуется, реакция его остается нейтральной. Среди желтых проактиномицетов нередко встречаются формы, которые пептонизуют молоко, а некоторые и коагулируют, но в слабой степени.

Лимонные штаммы (*Proact. citreus*) вызывают пептонизацию молока энергично. Этот процесс наступает примерно на 3—5-е сутки при 25°; молоко при этом становится водянистым и прозрачным, иногда окрашивается в слегка буроватый цвет.

Происходит ли здесь процесс пептонизации белков, неизвестно, поэтому этот термин «пептонизация» следует понимать условно. Некоторые штаммы (*Proact. citreus*) сначала коагулируют молоко, а затем образовавшийся сгусток постепенно разжижают.

Зеленый штамм (*Proact. viridis*) не изменяет внешнего вида молока: не пептонизует и не коагулирует его.

Разные штаммы белых проактиномицетов проявляют различное отношение к молоку. Так же, как и в отношении желатины, одни штаммы быстро коагулируют и пептонизуют молоко; другие только пептонизуют без коагуляции и, наконец, третьи только коагулируют. Образовавшийся при этом сгусток не разжижается, остается долгое время в виде крупных, достаточно плотных комков. Образование сгустка без дальнейшей его пептонизации обращает на себя внимание еще тем, что молоко при этом процессе становится резко кислым. Неоднократно повторенные опыты показывают, что в данном случае процесс створаживания молока происходит таким же образом, как и при молочно-кислом брожении, т. е. выпадение в осадок белков молока обусловлено накоплением кислоты.

Штаммы, вызывающие этот процесс, поэтому выделены мной в особую разновидность под названием *Proact. lactis*.

Гидролиз крахмала у проактиномицетов выражен слабее, чем у актиномицетов. Красные, оранжевые и зеленые проактиномицеты в большинстве случаев не разлагают крахмала, они и не развиваются на этом субстрате, а если развиваются, то весьма слабо; видимой ясной зоны гидролиза крахмала при этом не отмечается при воздействии на культуры люголевским раствором.

Наиболее яркая картина гидролиза крахмала наблюдается у белых и лимонных проактиномицетов. Зона гидролиза крахмала вокруг колонии достигает у некоторых штаммов на 10-е сутки роста при 25° 1.5—2 см, у других она обычно равна 1 см. Желтые проактиномицеты разлагают крахмал значительно слабее, зона гидролиза на 10-е сутки достигает не более 0.3—0.4 см, а чаще 0.1—0.2 см.

В отношении инверсии сахарозы не отмечается какой-либо группировки. Почти все проактиномицеты, независимо от вида, инвертируют в большей или меньшей степени названный сахар.

Проактиномицеты в отличие от актиномицетов не обладают антагонистическим действием по отношению к бактериям. Как известно из работ Ласке (1921), Бородулиной (1935), Нахимовской (1937), у многих актиномицетов резко выражена литическая способность по отношению *B. mycoides* и другим бактериям. Чтобы проверить это же действие у проактиномицетов, мною были испытаны все виды, которые дали отрицательные результаты.

Проактиномицеты не выделяют характерного для актиномицетов землистого запаха и вообще не образуют каких-либо пахучих веществ.

В качестве продуктов жизнедеятельности в культурах проактиномицетов часто наблюдается накопление кислот, которые, соединяясь с основаниями, выпадают в виде кристаллов. Эти последние иногда скопляются в таком количестве, что сплошь пронизывают как колонию, так и окружающий ее субстрат. Кристаллы имеют разную форму: прямоугольных пластинок, игольчатые, соединенные в друзы и комковатые конгломераты. При воздействии серной кислотой (10%) они растворяются с выделением углекислого газа.

Все выделенные мной проактиномицеты развиваются только в аэробных условиях. Оптимум температуры для их роста 25—30°, минимум от 5 до 10°, отдельные штаммы проактиномицетов развиваются хорошо и при 37° и даже при 40°; все хорошо растут также при комнатной температуре, но медленнее, чем при оптимальной.

Распространение проактиномицетов

Проактиномицеты широко распространены в природе. Наиболее часто встречаются они в почве. Иенсен (1931) выделил значительное количество разных штаммов из разных почв в Австралии. В почве находили проактиномицеты также Грей и Торнтон (1928), Бокор (1930), Доорен де-Йонг (1932).

По моим исследованиям эти организмы насчитываются тысячами и десятками тысяч на один грамм почвы.

Мною были собраны проактиномицеты из астраханской почвы, из разных участков — засоленных и незасоленных, Валуйской опытной станции, из разных почв Ершовского района (Саратовская область) и с опытного участка Куйбышевского сельскохозяйственного института.

Полученные результаты по распространению проактиномицетов в этих почвах приведены в таблице на стр. 161.

В видовом составе наибольшее распространение в почвах изученных районов имеют штаммы *Proact. citreus*, затем красные (*Proact. ruber*) и белые (*Proact. albus*); реже встречаются желтые (*Proact. flavus*) и совсем редко зеленые (*Proact. viridis*).

Исследуя в 1932 г. различные участки Валуйской опытной станции (Нижневолжский край), я пришел к заключению, что в более засоленной почве большее распространение имеют красные и оранжевые проактиномицеты. Это навело на мысль: не являются ли данные формы наиболее устойчивыми к солевому режиму? Чтобы проверить это, сотрудницей Кореняко была поставлена серия опытов с разной концентрацией солей (NaCl и Na_2SO_4). Соли прибавлялись либо к почве, либо к питательной среде. Опыты показали, что действительно красные, оранжевые и розовые проактиномицеты развиваются при более высоких концентрациях солей (при 10% NaCl и при 15% Na_2SO_4), чем бесцветные и лимонные. Из 10 штаммов красных проактиномицетов (*Proact. ruber*) хорошо раз-

Таблица распространения проактиномицетов в почве

Подсчет на 1 г воздушно-сухой почвы

Образцы почвы	Число клеток проактиномицетов	Образцы почвы	Число клеток проактиномицетов
Ершовский район		Валуйская опытная ст.	
1. Опытный участок Ершовского стационара:		Засоленный участок	35 000
№ 1	18 000	Незасоленный поливной участок	8 000
№ 2	12 000		
№ 3	10 000		
№ 4	15 000	Незасоленный неполивной участок	12 000
Разрез № 29			
Каштанов. солонц. почва, западина реки М. Узень		Опытный участок Куйбышевского с.-х. ин-та	
0— 14 см	23 000	0— 15 см	12 000
34— 52 »	12 000	25— 35 »	13 000
52— 82 »	8 000	50— 75 »	5 000
82—145 »	—	100—120 »	—
145—165 »	—	180—200 »	—

виваются все в синтетической среде с 10%-ной поваренной солью, тогда как из 10 белых штаммов (*Proact. albus*) и 12 лимонных (*Proact. citreus*) развивались при этой концентрации только 3 штамма: 1 белый и 2 лимонных.

Кроме почв, проактиномицеты находили в воде. Бейеринк (1903 и 1914) и Брусов (1934) изолировали свои штаммы из сточных вод, штамм Берестнева был выделен из пруда Ботанического сада в Ленинграде. Большое количество проактиномицетов было изолировано из тел животных и человека. К сожалению, авторы часто дают очень слабое морфологическое описание их и относят в большинстве случаев к актиномицетам. Поэтому трудно установить, имели ли они дело с актиномицетами, или проактиномицетами. Но если взять только те, которые определенно можно отнести к проактиномицетам, то и это показывает, насколько часто они встречаются в живых организмах.

Классификация.

Как видно из описания, проактиномицеты достаточно резко отличаются друг от друга комплексом морфологических, культуральных и физиологических признаков. Поэтому, естественно, возникает потребность их группировки и подразделения. Было бы неправильным объединить все разнообразие форм в один вид. Но для установления этой наиболее важной в систематике таксономической единицы необходимы точные и довольно резко разграничивающие признаки, стойко сохраняющиеся долгое время, к тому же они должны быть легко распознаваемы в повседневной работе. В этом

отношении попытка Иенсена (1931) дать систематическое подразделение проактиномицетов мало удовлетворительна. Автор в основу классификации берет признаки мало характерные и неустойчивые. Так, например, основное подразделение этих организмов базируется им на кислотоустойчивости клеток, тогда как это свойство, как отмечено мной выше и как это известно из литературы, нестойко: оно зависит от целого ряда условий роста и главным образом от состава среды. Точно так же размеры клеток, длина мицелия и наличие раздутых форм или, как он называет, «цист» в культуре не являются основными признаками для подразделения проактиномицетов, хотя при сопоставлении с другими особенностями они могут иметь значение.

При выявлении родственных отношений (а каждая классификация должна стремиться к установлению именно их) необходимо учитывать комплекс разнообразных проявлений жизни организмов, как то: строение, история развития, явления изменчивости, культуральные и физиологические особенности.

На основании собственных исследований я считаю более удобным и рациональным подразделение проактиномицетов по их строению окраске и физиологическим свойствам. Морфологические признаки, как, например, наличие или отсутствие воздушного мицелия и плодоношения, а также наличие кокковидных форм в цикле развития являются достаточно надежными показателями при подразделении на виды и разновидности. Затем окраска. Последний признак является весьма показательным, легко распознаваемым и к тому же довольно стойким. На протяжении нескольких лет, при большом количестве пересевов основная окраска колоний сохраняется у большинства культур без видимого, существенного изменения. Меняются лишь оттенки. Я ни разу не наблюдал, чтобы красные проактиномицеты становились зелеными, синими или фиолетовыми. Одни из них постоянно имеют на всех средах один и тот же цвет, другие изменяются лишь в небольших пределах: от красного могут переходить в оранжевый или кирпичный, или обратно.

Конечно, сам по себе пигмент не может быть решающим систематическим признаком в определении организмов. Но с этим чисто внешним (и, может быть, до некоторой степени случайным) признаком у проактиномицетов постоянно сочетаются морфологические и, что особенно важно, физиологические признаки. Как уже показано выше, по окраске культуры можно предугадать их строение, развитие и ферментативную деятельность.

Каждый вид определяется мной как группа более или менее близких организмов или, точнее, как групповой вид. Каждый основной вид окружен большим или меньшим числом разновидностей и штаммов. Одни из них отличаются от основного представителя больше, другие меньше, но все же они не настолько отличаются, чтобы быть самостоятельными видами. При этом в процессе расщеп-

ления эти разновидности часто обнаруживают свое родство с основным штаммом или с другими разновидностями и формами тем, что отщепляют такие же расы.

Что касается физиологических признаков, то следует подчеркнуть их значительную стойкость в отношении некоторых процессов, как то: протеолитической способности, способности разжижать желатину, пептонизовать и коагулировать молоко, гидролизовать крахмал и развиваться на клетчатке. Неоднократно проведенные опыты с разными проактиномицетами дают одну и ту же картину. Культуры, которые не разжижали желатины вначале, после изоляции их из почвы не разжижают ее и по настоящее время, после 2—5-летнего пребывания в лабораторных условиях; организмы с резко выраженной протеолитической способностью не утратили этой способности и до сих пор.

То же самое наблюдается в отношении коагуляции молока, гидролиза крахмала. Меняется в отдельных случаях лишь интенсивность ферментативной деятельности, т. е. количественная сторона, но не качественная. Поэтому данный признак считаю вполне надежным для подразделения, если не видовых таксономических единиц, то по крайней мере их разновидностей.

На основании изложенного я подразделяю все проактиномицеты на две группы.

Группа А. Проактиномицеты с хорошо развитым воздушным мицелием. Субстратный мицелий их имеет редкие поперечные перегородки, нити обычно распадаются на длинные нитевидные палочки. Кокковидных форм они не образуют или образуют очень редко. Организмы образуют на ветках воздушного мицелия сегментационные споры или оидиоспоры. Последние имеют обычно цилиндрическую форму с резко обрезанными концами.

Плодоносные ветки всегда прямые или волнистые, но никогда не закручиваются в спираль.

Эта группа занимает промежуточное положение между актиномицетами и типичными проактиномицетами, в почве распространена очень слабо.

Выделенные мной штаммы отличаются между собой по окраске и некоторым морфологическим и физиологическим особенностям.

Эта группа соответствует группе «В» актиномицетов Иенсена (1931).

Группа В. Типичные проактиномицеты. Мицелий развивается только в начальной стадии роста, затем он распадается на палочковидные и кокковидные элементы.

В старых культурах образуются покоящиеся клетки. Некоторые виды образуют внутри клеток споры шаровидной формы. Колонии гладкие или бугристые, тестообразной консистенции. Воздушный мицелий не образуется ни при каких условиях, колонии всегда

голые, блестящие или матовые. По внешнему виду похожи на культуры бактерий. Вокруг колоний наблюдается мицелиальный ободок.

По окраске колоний, а также по морфологическим и физиологическим особенностям эту группу проактиномицетов можно разделить на следующие основные виды.

1. *Proactinomyces cyaneus* Beijerinck (1914). Культуры выделяют в среду (синтетический агар и др.) синий пигмент типа антоциана. В воде пигмент растворяется, в органических растворителях (спирт, эфир, хлороформ, ацетон, органические кислоты) не растворяется, в кислой среде становится красным, а при подщелачивании снова синеет. Клетки палочковидные 3—7 $\mu \times 0.7$—0.8 μ. На картофеле много клеток ветвящихся, неправильно контурированных, с отростками различной формы. Много клеток шаровидных 1 μ в диаметре. Размножаются почкованием, делением, перешнуровыванием, спор не образуют. Бейеринк описал этот штамм под названием *Actinococcus cyaneus*.

2. *Proactinomyces ruber* n. sp. Колонии гладкие, бугристые или складчатые, блестящие или матовые, окрашены в темнокрасный цвет. Пигменты относятся к каротиноидам, в среду они не диффундируют, среда всегда бесцветна. В начале развития штаммы образуют мицелий, который вскоре распадается на палочки и кокки. Последние могут размножаться делением, перешнуровыванием и почкованием.

Поперечник нитей 0.8—1 μ. Некоторые штаммы образуют споры, обычно по 3—4 в клетке. Встречаются также штаммы с большим количеством хламидоспор, образующихся в нитях мицелия. В старых культурах много покоящихся клеток. Ферментативная деятельность слабо проявляется. Желатину не разжижают, молоко не пептонизуют и не коагулируют, сахарозу не инвертируют, крахмал не гидролизуют, на клетчатке не растут. Хорошо усваивают жиры и парафин, слабее воск. Клетки грам-положительные, слабо кислотоустойчивые. Этот вид встречается в почве часто. Он был найден в астраханских почвах, в Ершовском стационаре, на Валуйской опытной станции (Нижневолжский край), в Куйбышевском районе (Средневолжский край), в почвах под Москвой и в реке Москва.

По интенсивности и оттенкам окраски, а также по морфологическим и культуральным особенностям разные штаммы этого вида имеют большее или меньшее отклонение от основного, описанного здесь штамма.

3. *Proactinomyces flavus* n. sp. Колонии на синтетическом агаре яркожелтоватого или золотистого цвета, на МПА и МПЖ — грязножелтые. Пигмент не выделяется в среду. Поверхность колоний гладкая, блестящая или бугристая и складчатая, тестообразной консистенции. Клетки сначала нитевидные 0.7—0.8 μ в поперечнике; на 2—3-е сутки роста распадаются на палочки разной длины, а затем на кокки 0.7 μ в диаметре. Спор не образуют. Встречаются у некоторых штаммов хламидоспоры. Размножаются клетки делением,

перешнуровыванием и реже почкованием. Покоящиеся клетки встречаются редко. Ферментативно этот вид несколько активнее, чем предшествующий: штаммы его слабо, но инвертируют сахарозу, гидролизуют крахмал; желатину не разжижают, молоко не пептонизуют и не коагулируют. На парафине и воске не растут, на жирах развиваются слабо. Клетки грам-положительные, некислотоустойчивые. Встречаются в почве редко.

4. *Proactinomyces citreus* n. sp. Колонии, чаще бугристые и складчатые, окрашены в желто-зеленый цвет или цвет недозрелого лимона. Мицелий в молодой (1 сутки) культуре состоит из очень тонких нитей 0.3—0.5 μ в поперечнике, без видимых перегородок. На 2—3-е, а у некоторых штаммов на 5—7-е сутки нити распадаются на короткие палочки 1.5—5 μ × 0.5 μ и кокки 0.3—0.5 μ. Размножаются клетки делением и почкованием, споры не образуются. В старых культурах встречаются покоящиеся клетки 0.6—0.7 μ в диаметре. Клетки некислотоустойчивые. Штаммы этого вида отличаются от предыдущих резко выраженной протеолитической способностью. Желатину разжижают в первые дни роста, молоко коагулируют и пептонизуют быстро, крахмал гидролизуют, сахарозу инвертируют. На жирах развиваются очень слабо, на парафине и воске не растут. Встречаются в почве часто. Штаммы выделены мной из почв разных районов Нижневолжского края, с участка Куйбышевского сельскохозяйственного института, из подмосковных почв, а также из воды реки Москва и из слизетечения дуба (Москва, Ленинские горы).

Некоторые штаммы этого вида перерождаются и образуют актиномицетные расы.

5. *Proactinomyces viridis* n. sp. Колонии окрашены в темнозеленый цвет. Пигмент в среду не проникает, он не растворяется ни в воде, ни в органических растворителях (спирт, эфир, хлороформ, сероуглерод, органические кислоты). Поверхность колоний гладкая, слабо блестящая, на картофеле бугристая, комковатая, крошится на мелкие комочки и зерна. Клетки на всех средах мицелиальные, часто ветвящиеся, 0.7—0.8 μ в поперечнике, с перегородками внутри; на 5—7-е сутки нити распадаются на палочки разной длины — 5—15 μ. Кокковидные формы не обнаруживаются. Размножаются клетки делением, редко почкованием. Спор не образуют. Клетки грам-положительные, некислотоустойчивые. Ферментативная деятельность этого вида слабая. Желатину не разжижает, молоко не пептонизует и не коагулирует, крахмал гидролизует слабо, сахарозу инвертирует хорошо. Штамм хорошо растет на жирах и парафине, слабее на воске.

6. *Proactinomyces albus* n. sp. Бесцветные проактиномицеты. Пигмента не образуют ни при каких условиях лабораторного культивирования. Колонии у разных штаммов различные: гладкие, бугристые, складчатые, блестящие или матовые, тестообразной консистенции. Клетки сначала мицелиальные, с частым ветвлением, нити различной

толщины — от 0.6—0.7 до 0.8—1 μ; на 2—3-е сутки распадаются на палочки, а затем на кокки. Последние образуются не у всех штаммов. Размножаются клетки делением, перешнуровыванием и почкованием. Спор не образуют. У некоторых штаммов встречаются хламидоспоры и много покоящихся клеток. Клетки некислотоустойчивые, грам-положительные.

По физиологическим свойствам штаммы этого вида резко отличаются друг от друга. На основании этого, а также некоторых морфологических признаков можно их выделить в отдельные разновидности. Типичные штаммы *Proact. albus* быстро разжижают желатину, молоко коагулируют и пептонизуют, крахмал гидролизуют, сахарозу инвертируют; на клетчатке, воске и парафине не растут.

Разновидности его:

а) *Proact. albus* var., *oligocarbophilus* Beijerinck. Выделен и описан Бейеринком под названием *Act. oligocarbophilus*. Культуры этой разновидности ассимилируют окись углерода. Развиваются на синтетических средах.

б) *Proact. albus lactici* n. subsp. Штамм быстро створаживает молоко, резко его подкисляя, сгусток молока не пептонизуется; желатину штамм разжижает очень слабо, крахмал гидролизует. На жирах развивается хорошо, на парафине и воске не растет. Встречается в почве редко.

в) *Proact. albus* var. *diastaticus* n. subsp. Штамм энергично разрушает крахмал. Протеолитическая способность слабая, желатину не разжижает в течение 30 суток, молоко коагулирует слабо и не пептонизует его. На жирах, воске, парафине и на клетчатке не растет. Встречается часто.

г) *Proact. albus* var. *cytophagus* (Bokor, 1930). Хорошо развивается на клетчатке и на обычных питательных средах. Желатину не разжижает, молоко пептонизует слабо, но не коагулирует, крахмал гидролизует, сахарозу инвертирует. На жирах, воске и парафине не растет. Встречается в почве редко. Бокор (1930) описал такой штамм под названием *Mycococcus cytophagus*.

Описанные здесь виды не отражают всего разнообразия встречающихся в природе проактиномицетов. Здесь приведены только наиболее типичные из них. К этим видам можно было бы прибавить многие разновидности и расы, выделенные мной из почвы, а также описанные в литературе, особенно медицинской.

Ограниченность места, однако, не позволяет разобрать весь этот материал и свести его к определенной группировке, хотя потребность в этом весьма велика.

На основании всего изложенного можно сказать, что проактиномицеты по своему строению и истории развития, а также по культуральным и физиологическим особенностям значительно отличаются от актиномицетов, с которыми их часто смешивают. Они

должны рассматриваться как самостоятельный род в семействе *Actinomycetaceae*.

Подчеркивая их отличие от актиномицетов, следует, однако, отметить, что у них имеются некоторые общие признаки, которые дают основание утверждать об их генетической связи. О родстве их свидетельствуют не только некоторые особенности в строении, но также наличие промежуточных форм, а самое главное — образование новых рас, наблюдаемых в лабораторных условиях.

Надо полагать, что в эволюционном развитии мицелий некоторых актиномицетов утерял плодоношение и взамен этого приобрел способность расчленяться на множество мелких клеток, что дает проактиномицетам перевес в размножении. Деление нитей мицелия на мелкие палочковидные и кокковидные клетки, как процесс размножения, является весьма важным биологическим фактором в борьбе за существование. Следовательно, с этой точки зрения проактиномицеты являются прогрессивными формами, тогда как по строению они безусловно менее совершенны, чем актиномицеты.

Приводя аналогию с грибами, можно указать, что если актиномицеты несколько напоминают по внешнему виду грибы с нераспадающимся мицелием, то проактиномицеты можно сравнить с грибками из рода *Oidium*.

Однако ставить их в родственные отношения нет никаких оснований. Проактиномицеты, представляя самостоятельный род указанного семейства, стоят далеко от грибов.

Еще менее сходны проактиномицеты с бактериями. Положительно нет никаких общих признаков, на основании которых можно было бы утверждать о родстве проактиномицетов с бактериями.

Следует отметить, что бактерии представляют собой сборную группу микроорганизмов различного происхождения. Часть их, надо полагать, произошла от актиномицетов путем последовательной деградации через проактиномицеты, микобактерии и микококки. Описание последних будет дано в следующей статье.

Выводы

1) Проактиномицеты, имея некоторые сходные черты с актиномицетами, все же резко отличаются от них комплексом морфологических, культуральных и физиологических признаков.

2) В начальной стадии развития проактиномицеты имеют такое же строение, как актиномицеты, т. е. образуют типичный мицелий с тонкими ветвящимися нитями. Поперечник нитей в зависимости от вида колеблется от 0.5 до 1 μ, чаще 0.7—0.8 μ. Дальнейшее развитие их резко отличается от актиномицетов: нити мицелия вскоре распадаются при помощи поперечных перегородок на мелкие палочковидные, а затем на кокковидные клетки. Некоторые виды проактиномицетов образуют внутри клеток споры, по 2—4 в каждой. Споры шаровидные, 0.7—0.8 μ. Образуются они путем фрагментации плазмы.

Последняя при этом целиком переходит на образование спор, лишь в редких случаях наблюдается эпиплазма.

В старых культурах проактиномицетов встречаются покоящиеся клетки, они шаровидной или слегка овальной формы. В отличие от вегетативных, кокковидных клеток они несколько крупнее: 0.8—1.2 μ в диаметре; плазма плотнее и резче преломляет свет; прорастают они путем образования 2—3 ростков на одной клетке.

3) Клетки проактиномицетов неподвижные, грамм-положительные, некислотоустойчивы или слабо кислотоустойчивы.

4) Колонии проактиномицетов имеют пастообразную консистенцию, легко захватываются петлей, размазываются по стеклу и дают равномерную муть в воде. Поверхность колонии может быть гладкой, бугристой или складчатой.

5) Типичные проактиномицеты никогда не образуют воздушного мицелия, но имеются промежуточные формы, колонии которых при известных условиях и на некоторых средах могут покрываться налетом воздушных нитей. Такие штаммы образуют на прямых веткахспороносцах цилиндрические споры, или оидиоспоры.

6) Многие культуры проактиномицетов образуют пигменты. Колонии их могут окрашиваться в синий, фиолетовый, красный, желтый и зеленый цвет, но чаще встречаются бесцветные формы. Окраска культур является довольно стойким и весьма показательным признаком.

7) Проактиномицеты хорошо развиваются на разных питательных средах как на белковых, так и на синтетических с неорганическим источником азота. Они прекрасно усваивают сахара, некоторые органические кислоты, крахмал, глицерин, затем жир — воск и парафин. На клетчатке многие проактиномицеты растут хорошо.

8) Ферментативная деятельность у разных видов резко различна. Все красные, оранжевые, зеленые и часть желтых видов, как правило, неактивны. Они не разжижают желатины, молоко не коагулируют и не пептонизуют, крахмал не разлагают, сахарозу не инвертируют. Желто-лимонные и бесцветные виды проактиномицетов, наоборот, весьма активны.

9) По своему строению, истории развития, а также по культуральным и физиологическим свойствам проактиномицеты составляют отдельный род *Proactinomyces* в семействе *Actinomycetaceae*.

10) Род *Proactinomyces* разбивается на виды и разновидности. В основу систематики положены как морфологические признаки, так и культуральные и физиологические, а равно и изменчивость как признак.

Институт микробиологии.
Академия Наук СССР.

Поступило
14.VI. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Афанасьев М., Об этиологии актиномикоза, «Врач», т. 10, стр. 47, 1889.
[2] Афанасьев М., Актиномикоз человека и быка. Реальная энциклопедия Медиц. наук, т. 1, стр. 100, 1891.
[3] Берестнев Н., Актиномикоз и его возбудители, Москва, 1897.
[4] Бородулина Ю., Взаимоотношение почвенных актиномицетов и B. mycoides, «Микробиология», т. 4, стр. 561, 1935.
[5] Кедровский В., Изменчивость в группе актиномицетов и т. д., Архив патолог. анат. и патолог. физиол., т. 1, стр. 18, 1935.
[6] Кишенский Д., Опыты разводок чистой культуры Actinomyces, Мед. обозрение, т. 29, стр. 989, 1888.
[7] Красильников Н., Жизнь и строение актиномицетов, «Природа», № 12, стр. 31 1933.
[8] Крисс А., Об изменчивости актиномицетов, Сборник научных работ комсомольцев Академии Наук СССР, стр. 372, 1936.
[9] Эберман А., Материалы к бактериологии нагноения, Диссертация, СПб., 1893.
[10] Beijerinck M., Über eine farblose Bakterie, deren Kohlenstoffnahrung aus der Luft herrührt, Centrbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 10, S. 33, 1903.
[11] Beijerinck M., Über Schröters und Cohns Lakmusmikrokokkus Fol. Microbiologie Bd. 2, S. 185, 1914.
[12] Bokor R., Mycococcus cytophagus n. sp., Arch. f. Mikrobiologie, Bd. 1, S. 1, 1930.
[13] Brumpt E., Précis de Parasitologie, Paris, 1910.
[14] Brussof A., Corynebacterium ferreosiliceum n. sp. Centrbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 90, S. 162, 1934.
[15] Caminiti R., Über eine neue Streptothrixspecies und die Streptotricheen im allgemeinen, Centrbl. f. Bakt., I Abt. Bd. 44, S. 193, 1907.
[16] Colein F., A study of Microbic variation in a yellow pigment-producing coccus, J. of Bacter., v. 30, p. 301, 1935.
[17] Dooren de Jong L., Über protaminophage Bakterien, Centrbl. f. Bakt., II Abt. Bd. 71, S. 193, 1927.
[18] Eppinger H., Über eine neue pathogene Cladothrix und eine durch sie hervorgerufene Pseudotuberkulosis, Zieglers Beitr. zur Path. Anat., Bd. 9, S. 287, 1891.
[19] Evans A., The relationship between Bact. abortus u. s. w., Abstr. of Bact., v. 2, p. 18, 1918.
[20] Gasperini G., Versuche über das Genus Actinomyces, Centrbl. f. Bakt., I Abt., Bd. 15, S. 684, 1894.
[21] Gray P. a. Thornton H., Soil bacteria that decompose certain aromatic compounds, Centrbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 73, p. 74, 1928.
[22] Grüber M., Micromyces Hoffmanni, eine neue Hyphomycetenart, Centrbl. f. Bakt., Bd. 10, 1891, S. 648 u. Arch. f. Hygiene, Bd. 16, S. 35, 1892.
[23] Haas E., Beitrag zur Kenntnis der Actinomyceten, Centrbl. f. Bakt., I Abt., Bd. 40, S. 180, 1906.
[24] Henrici A. a. Hardner E., The acidfast Actinomycetes, J. Inf. Diss., v. 28, p. 232, 1921.
[25] Jensen H., Contributions to our knowledge of the Actinomycetales, Proc. Linn. Soc. N.S.W., v. 56, p. 56, p. 79, 1931, v. 57, p. 364, 1932.
[26] Koelz J., Ungewöhnliche Kokkenformen bei Actinomyces, Centrbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 88, S. 373, 1933.
[27] Kober B., Über die Physiologie und Morphologie von Actinomyces oligocarbophillus und dessen Bedeutung für Ackerboden, Centrbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 79, S. 370, 1929.
[28] Kruse W., Die Streptothricheen. Цитир. по Flugge. Microorganismen, 1896.

[29] Lieske R., Morphologie und Biologie der Strahlenpilze, Leipzig, 1921.
[30] Lignières J. et Spitz G., Contribution à l'étude, à la classification et à la nomenclature des affections connus sous le nom d'actinomycose, Centrbl. f. Bakt., I Abt., Bd. 35, S. 294 u. 452, 1904.
[31] Lignières J. et Spitz G., Nouvelle contribution à l'étude des champignons produisant les Actinomycoses, Ann. Parasit. humaine et comparée, t. II, p. 1, 1924.
[32] Löhnis F., Studies upon the Life Cycles of the Bacteria, Mem. Nat. Acad. Sci. Washington, № 16, p. 5. Литер. обзор с 1837 по 1918 г., 1921.
[33] Müller R., Eine Diphteridee und eine Streptothrix mit gleichen blauen Farbstoff. и т. д. Centrbl. f. Bakt., I Abt., Bd. 46, S. 195, 1908.
[34] Nocard M., Note sur la maladie des boeufs de la Guadeloupe, Ann. Inst. Pasteur, t. 2, p. 293, 1888.
[35] Novak M., Milan a. Henrici A., Pleomorphic organism shoving relationsships between staphylococci and Actinomyces, J. Inf. Diss., v. 52, p. 253, 1933.
[36] Ørskow J., Investigations into the morphology of the Ray Fungi, Copenhagen, 1923.
[37] Puntoni V. u. Leonardi D., Sulla sistematica degli Actinomyces Asteroides n. gen., Bol. Atti R. Acad. Med. Rome, t. 61, p. 90, 1935.
[38] Rossi-Doria E., Su di alcune specie di Streptothrix trovate nell'aria, Ann. Inst. d'Igiêne, Roma, v. 1, p. 406, 421, 1891.
[39] Wittern A., Beiträge zur Kenntnis der Mikrobakterien Orla-Jensen, Centrbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 87, S. 412, 1933.
[40] Wolf M. u. Israel J., Über Reinkultur des Actinomyces und seine Übertragung auf Thiere, Arch. Path. Anat. Phys., Bd. 126, S. 11, 1891.

N. A. KRASSILNIKOV. PROACTINOMYCES

SUMMARY

The genus Proactinomyces was first established by Jensen (1932) for a group of organisms whose structure is similar to actinomyces, on one hand, and to bacteria, on the other.

Formerly these organisms were described under various names. On the whole they have different names. Most authors do not indicate the systematic position of this whole group of microorganisms.

I have investigated about 300 cultures of proactinomyces taken from different soils of the Soviet Union and in different geographical zones.

All cultures were studied under the same conditions and with the same method. The greatest attention was given to their structure and development. The latter was observed in a suspended drop of culture medium.

According to my investigations, although there is a certain likeness between proactinomyces and actinomyces, yet they differ sharply from one another in the complex of their morphological, cultural and physiological characters.

In its early stage of growth on a culture medium (liquid or solid), the structure of proactinomyces is similar to that of actinomyces, they form a typical mycelium: hyphae branch abundantly, the branching being true (fig. 1). The diameter of the hyphae varies between 0.5 μ and 1 μ, mostly 0.7—0.8 μ, according to the species. The mycelium is not separated.

The further development of proactinomyces differs sharply from that of actinomyces: the filaments soon form a transverse wall and the whole mycelium breaks up into regularly cylindrical short cells (fig. 2 and 3), then into coccoid cells (fig. 4). On fresh culture medium the coccoid cells germinate into the mycelium. The whole cycle in the development of proactinomyces continue 2—7 days. Most frequently the coccoid cells are formed on the 3d—5th day, but by certain species (*Proact. ruber* n. sp.) they can be already found on the 2nd day.

Numerous chlamydospores are sometimes found in older cultures of proactinomyces (fig. 6). They are formed in the same way as the chlamydospores in true fungi; the plasm inside the filaments of the mycelium condensate into elongated portions.

In older cultures of proactinomyces many coccoid cells are changed into «durable» forms (Dauerzellen). The latter are larger than the vegetative coccoid cells; the plasma of this cells is thicker than the plasma of vegetative cells; on a fresh media they germinate like the spores of actinomyces, they form 2—3 germs.

Besides the cells mentioned, one can often find in older cultures of proactinomyces numerous involution forms; the cells are thin, regularly cylindrical or coccoid, are often transformed into a series of spherical or elliptical ampules and a club-like form (2—3 μ and more).

They have sometimes large granules inside (fig. 5). These cells are not vital, they do not germinate on a fresh media and they soon decay. The cells of proactinomyces are gram positive, not acid-resisting, or feebly acid-resisting. The cells are immobile.

The multiplication of proactinomyces proceedes by fission, budding and seldom they form spores. Budding occurs often. The buds are formed on the lateral surface of the cells (fig. 7); when they have reached a certain size, they fall off and develop into rod-shaped cells or filament. A spore formation has been seldom observed, and only in *Proact. ruber* n. sp. The spores are formed by the breaking up of the cell plasm into separate portions usually into 3—5; every portion becomes rounded, covered with a membrane and transforms into a spore (fig. 10), the membrane of the mother cell dissolves and disappears. The spores germinate in the same way as those of actinomyces, they form germs which develop into a mycelium (fig. 11).

The colonies of proactinomyces have a paste-like consistence and can easily be taken up with a platinum loop, they spread on the glass and make the broth uniformly turbid. The surface of colonies is smooth, folding or wrinkly.

Typical proactinomyces never form an air mycelium, but there are cultures whose colonies are covered with a thin coating of short air hyphae, which break up into cylindrical cell oidiospores (fig. 8).

Many proactinomyces form pigments; their colonies are of a blue, violet, red, yellow and green colour, more often the cultures are colourless. The colour of the culture serves as a stable character.

Proactinomyces develop in many nutrient mediums as well on albuminous as on synthetic with an inorganic source of nitrogenous nutrition. They assimilate sugars, certain organic acids, starch, glycerin, fats, wax, paraffin. Certain species develop well on cellulose. The fermentative activity varies and is closely connected with the colour of the culture.

All that we know about the structure and development of this group of organisms would make us recognize them as separate genus of the family *Actinomycetaceae*.

Proactinomyces are divided into species and varieties.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

М. И. ГОЛЬДИН

ДЕЙСТВИЕ СЕРНОГО ЭФИРА НА БАКТЕРИОФАГИ[1]

Вопрос о природе бактериофагов до сих пор остается открытым. Одним из основных аргументов в пользу неживой природы бактериофагов является их устойчивость по отношению к ряду антисептиков. Автором показано, что некоторые бактериофаги не являются устойчивыми по отношению к действию серного эфира.

В работе, опубликованной в 1935 г., американские авторы Лемар и Майерс утверждают, будто бактериофаг растворим в эфире. Нами доказано, что бактериофаг в эфире не растворяется.

Автор предлагает новую методику для обнаружения бактериофагов, а также для освобождения фильтратов, содержащих бактериофаг, от невидимых форм бактерий.

I

Вопрос о природе бактериофагов до сих пор остается открытым. Одним из основных аргументов в пользу неживой природы бактериофагов является их резистентность по отношению к ряду антисептиков. В этом направлении накоплен большой экспериментальный материал. Но, как вполне правильно отмечает Риверс ([3]), «природа примененных химикалий, относительная концентрация химикалий и фага, температура, при которой происходит опыт, и состав среды, в которой протекала реакция, колеблется в экспериментах разных исследователей до такой степени, что нет возможности объединить все результаты в краткий обзор».

Следует отметить также, что подавляющее большинство работ, посвященных изучению действия антисептиков на бактериофаги, было проведено лишь с бактериофагами, растворяющими микробов кишечной группы (главным образом с Coli и Shiga-фагом), и отчасти с бактериофагами, растворяющими стафилококки. Но и эти бактериофаги оказываются не более устойчивыми по отношению к ряду агентов, чем вегетативные формы бактерий.

По Прауснитцу и Фирле (Prausnitz und Firle) ([14]), 1.5% формалина разрушают бактериофаг в течение 5 минут. По Одюруа ([2]), форма-

---

[1] Доложено на Ученом совете Института микробиологии АН СССР 13 октября 1936 г.

лин в концентрации 0.6% убивает бактериофаг в 10 минут, 2%-ный антиформин — в течение нескольких минут, 2%-ная молочная кислота — в течение 24 часов. В то же время известно, что ацидофильные палочки способны накоплять в молочно-кислых продуктах до 2 и более процентов молочной кислоты. По данным Клинебергера (Klieneberger) ([11]), 1 : 10000 раствор HCl резко понижает активность фага, между тем эта концентрация почти не действует на испытанную им в тех же условиях культуру B. coli commune.

В настоящей работе нами было произведено изучение действия серного эфира на различные бактериофаги.

В первых опытах изучалась длительность хранения бактериофагов под слоем эфира. С этой целью в широкие пробирки разливалось по 1 см³ бактериофага и сверху осторожно наслаивалось 5 см³ эфира. Пробирки закрывались резиновой пробкой и сохранялись в штативе при температуре 20°. Пробы, извлеченные пастеровской пипеткой (0.5—0.1 см³), переливались в широкие и короткие пробирки и выдерживались в вакуум-эксикаторе до полного удаления эфира (при температуре 20° 15—20 минут). Титр бактериофага проверялся по методу Отто и Мунтера (Otto und Munter), и в тех случаях, когда требовалось установить полную инактивацию бактериофага, испытуемая жидкость проводилась несколько раз через молодую культуру с последующим фильтрованием. Результаты опытов следующие. Бактериофаг к B. coli commune, выдерживавшийся под слоем эфира, полностью сохранял свой первоначальный титр в течение 25 дней. Только через 70 дней титр упал с 10^8 до 10^2. Через 100 дней фаг был инактивирован.

Бактериофаг к B. tumefaciens уже на 5-й день снизил свой титр с 10^6 до 10^4—10^3 и на 6-й день титр был равен нулю.

Бактериофаг к B. mori на 6-й день дал резкое ослабление и на 10-й день был инактивирован полностью.

В тех же условиях был поставлен опыт с 10-дневной культурой B. coli commune. Высевы из этой пробирки давали рост еще на 4-й день.

Следовательно, в наших опытах бактериофаг к B. tumefaciens оказался чувствителен к эфиру, пожалуй, в той же мере, как и старая культура B. coli commune; во всяком случае он резко отличен в этом отношении от бактериофага к B. coli commune (табл. 1). Четырьмя плюсами мы отмечаем в этой таблице полное растворение. Три плюса — в зоне растворения небольшие островки бактериального роста. Два плюса — небольшие зоны растворения и значительное количество «taches vierges». Один плюс — небольшое количество «taches vierges».

Во второй серии опытов пробирки с бактериофагом (а также с культурами) и эфиром подвергались встряхиванию в шюттель-аппарате в течение различных сроков. Соотношение фильтрата и эфира было то же, что и в первых опытах, — 1 : 5. Результаты

Таблица 1

Длительность сохранения бактериофагов под слоем эфира

	Время, в днях													
	2	4	5	6	10	12	15	25	30	35	50	60	70	100
Бактериофаг к B. coli comm. № 1 . .	10^8	10^8	10^8	10^8	10^8	10^8	10^8	10^8	10^7	10^7	10^6	10^4	10^{3-2}	0
Бактериофаг к B. tumefaciens	10^6	10^4	10^4	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—
Бактериофаг к B. mori	10^4	10^2	+	+	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—
Культура B. coli comm.	+	+	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Титр исходных бактериофагов:

Бактериофаг к B. coli comm. № 1 = 10^8
к B. tumefaciens = 10^6
к B. mori = 10^4

Таблица 2

Взбалтывание с эфиром

	1 час	2 часа	4 часа	6 часов
Бактериофаг к B. coli comm. № 1	10^8	10^8	10^8	10^8
» » » » » № 2	10^6	10^6	10^6	10^6
» к B. pyocyaneum .	—	10^7	10^8	10^8
» к B. tumefaciens . .	++	+	0	0
Культура B. coli comm.	+	0	0	—
» B. pyocyaneum	+	0	0	—

Титр исходных бактериофагов:

Бактериофаг к B. coli comm. № 1 = 10^8
» » » » № 2 = 10^6
» к B. pyocyaneum = 10^7
» к B. tumefaciens = 10^6

опыта представлены в табл. 2. Как видно из таблицы, бактериофаг к B. coli commune полностью сохранил свой титр после 6-часового взбалтывания с эфиром. Бактериофаг к B. tumefaciens уже после часового взбалтывания давал лишь слабое растворение. В опытах с бактериями, после часового встряхивания с эфиром, в трех опытах из пяти был обнаружен рост B. pyocyaneum и в одном случае рост B. coli commune также после часового встряхивания с эфиром.

По Темпе и Унлорм (Tempe et Unlhorm) ([15]), B. coli commune не гибнет после часового встряхивания с эфиром. По данным Корбетт (Corbett) ([6]), взвесь Staphylococcus aureus в эфире гибнет в течение 3—5 минут, в то время как не определенная им неспороносная грам-положительная палочка погибает лишь на 11-й день.

В наших опытах бактериофаг к B. coli commune после 25-часового встряхивания с эфиром (3 дня по 6 часов, 1 день 4 часа и 1 день 3 часа) снизил свой титр с 10^8 до 10^6. Споры B. mycoides также не гибли в этих условиях.

Таким образом в обеих сериях опытов мы получили вполне согласованные результаты. Различные бактериофаги обладают способностью противостоять действию эфира в различной степени.

Основываясь на результатах наших опытов с бактериофагами к B. tumefaciens и отчасти к B. mori, мы можем утверждать, что устойчивость по отношению к ряду антисептиков не является общим правилом для всех бактериофагов. Следовательно, это свойство не есть нечто основное, характеризующее феномен бактериофагии.

Чем объясняется различная устойчивость бактериофагов к эфиру? Можно было бы допустить, что продукты обмена лизируемой культуры содержат защитные коллоиды, повышающие устойчивость бактериофага. Для решения этого вопроса нами были поставлены следующие опыты. Смесь двух бактериофагов — к B. coli commune и к B. tumefaciens — встряхивалась с эфиром в течение 4 часов, после чего был проведен учет титра обоих бактериофагов. И в этом случае титр бактериофага к B. coli commune остался неизменным, бактериофаг же к B. tumefaciens был инактивирован полностью.

В отдельных работах, посвященных действию различных антисептиков на бактериофаги, мы можем найти данные, подтверждающие результаты наших опытов. Ватанабе (Watanabe) ([17]) установил, что бактериофаг к B. Shiga не гибнет при воздействии 2.5% фенола в течение 1—3 часов. Бактериофаг к B. coli commune погибает уже после 30-минутного воздействия 1.25% фенола. Аналогичные результаты были получены также и с лизолом. Темпе и Унлорм изучали действия эфира на различные бактериофаги и получили следующие результаты. Бактериофаг к B. coli commune после 15-дневного воздействия эфиром (в течение этого времени пробирки, содержащие бактериофаг и эфир, время от времени встряхивались) снизил свой титр с 10^{12} до 10^5. Бактериофаг к стафилококкам был инактивирован полностью уже на 3-й день. Гольдсмит (Goldsmith) ([8]) испытывал действие фенилмеркурикхлорида на бактериофаги к B. coli commune и к стафилококкам. Он получил, что 30-минутный контакт с фенилмеркурикхлоридом в разведении 1:20 000, 1:40 000, 1:80 000 не оказывает влияния на эти бактериофаги. Однако при 6-недельном контакте, в то время как бактериофаг к B. coli commune сохранил свой первоначальный титр, бактериофаг к стафилококкам был инактивирован.

Таким образом мы можем утверждать, что отмеченные нами явления не единичны. Мы полагаем, что при изучении действия антисептиков на бактериофаги следует подходить дифференциально к каждому бактериофагу, так как различные бактериофаги обладают различной резистентностью.

II

Лемар и Майерс (Le Mar and Myers) ([12]) в 1935 г. провели исследования по действию эфира на бактериофаг к B. enteritidis. На основании полученного ими экспериментального материала авторы пришли к весьма важному и ответственному выводу. Они утверждают, что бактериофаг способен растворяться в эфире. Значительно раньше них к такому же выводу пришел Кабешима (Kabeshima) ([10]). Его данные были опровергнуты в 1920 г. Накашима (Nakashima) ([13]). Лемар и Майерс в защиту своего положения приводят ряд, повидимому, вполне убедительных доказательств. Основной их опыт заключается в следующем. В большую делительную воронку стерильно вводится 50 см³ бактериофага к B. enteritidis и сверху наслаивается 50 см³ эфира. Через каждые три дня берутся пробы из эфирного и водного слоя на присутствие бактериофага. Через несколько дней авторы обнаруживали бактериофаг в эфирном слое, а через 24 дня, как они утверждают, титр бактериофага в эфирном слое был значительно выше, чем в водной фазе.

Если бы в действительности бактериофаг был способен переходить в эфир, то авторы были бы вправе рассматривать бактериофаг как вещество, а не как существо.

Поставленные нами проверочные опыты с 3 штаммами бактериофагов к B. coli commune и с бактериофагами к B. pyocyaneum, B. mori, B. tumefaciens, Staphylococcus не подтвердили данных Лемара и Майерса.

Нами брались пробы в течение 30 дней, через каждые 2—3 дня, и ни в одном случае ни один из испытуемых бактериофагов не был обнаружен в эфирном слое. Пробы брались не выше 1 см над уровнем водной фазы. К сожалению, авторы не отмечают, с какой глубины они извлекали пробы.

Расхождение наших результатов можно было бы объяснить тем, что фильтрат, содержащий бактериофаг к B. enteritidis, содержал вещества, способные растворяться в эфире. Эти вещества могли бы увлекать в эфирный слой адсорбированный бактериофаг. Чтобы проверить это положение, был поставлен следующий опыт. Бактериофаг к B. coli commune энергично взбалтывался с конопляным маслом и затем эта смесь была залита эфиром. На протяжении 5 дней ежедневно пробы, взятые из эфирного слоя, испытывались на присутствие бактериофага. Несмотря на то, что жир довольно энергично диффундировал в эфирный слой, бактериофаг полностью оставался в нижнем слое.

Итак, на основании сообщенных нами данных мы можем утверждать, что ни один из испытанных нами бактериофагов не способен диффундировать в эфир из водного слоя. По нашим опытам, в противоположность к данным Лемара и Майерса, высушенный бактериофаг также не переходит в эфир. 5 см³ бактериофага к B. coli

commune было высушено в вакуум-эксикаторе над серной кислотой. Затем в колбочку с высушенным бактериофагом было прилито 50 см³ абсолютного эфира. В течение 10 дней ежедневно брались пробы эфира со дна колбочки. Во всех случаях бактериофаг отсутствовал.

Необходимо рассмотреть еще один опыт, проведенный Лемаром и Майерсом. Опыт состоял в следующем. Фильтрат, содержащий бактериофаг, энергично встряхивался с эфиром в течение 1 часа. Затем после 30-минутного отстаивания часть эфирной вытяжки переносилась в колбочку и испарялась досуха в вакуум-эксикаторе при комнатной температуре. Остаток обрабатывался 50 см³ стерильного бульона и испытывался на присутствие бактериофага. В эфирной вытяжке можно было обнаружить значительные количества бактериофага. На основании этого опыта авторы приходят к выводу, что бактериофаг легко экстрагируется эфиром, растворяясь в нем. Как показали наши опыты, при встряхивании с эфиром в эфирный слой (частично) переходят все испытанные нами бактериофаги; но не только бактериофаги, — с тем же успехом можно, например, «экстрагировать» и культуру B. mycoides.

В наших опытах, поставленных по вышеизложенной методике Лемара и Майерса, после встряхивания с эфиром старой бульонной культуры B. mycoides мы могли обнаружить (путем высева на чашки Петри) B. mycoides в эфирном слое.

Для того чтобы доказать, что бактериофаг растворяется в эфире, а не переносится туда механически вместе с водой, Лемар и Майерс обрабатывали эфирный слой, содержащий бактериофаг, избытком хлористого кальция. Как они утверждают, титр бактериофага в эфирной фазе не понижался даже после обезвоживания. В наших опытах мы получили противоположные результаты. Бактериофаг к B. coli commune, бактериофаг к B. tumefaciens и споры B. mycoides (по 1 см³) встряхивались с эфиром (по 5 см³) 30 минут. Затем смесь отстаивалась 30 минут. После этого эфирная фракция отсасывалась. Эфирная вытяжка из каждой пробирки разливалась в две пробирки приблизительно по 2 см³.

Пробирки № 1 и 2 содержат эфир + бактериофаг к B. coli commune.

Пробирки № 3 и 4 содержат эфир + бактериофаг к B. tumefaciens.

Пробирки № 5 и 6 содержат эфир + споры B. mycoides (старая культура).

В пробирки № 1, 3, 5 был добавлен избыток стерильного хлористого кальция. После 10-минутного встряхивания все пробирки были оставлены в покое на 1 час 20 минут. Затем эфирная вытяжка пропускалась через фильтровальную бумагу. Эфир испарялся и остаток исследовался на присутствие бактериофага (пробирки № 1, 2, 3, 4) и наличие B. mycoides (пробирки № 5, 6). Полученные данные

Таблица 3

№ проб	
№ 1	Лизиса нет
№ 2	Лизис
№ 3	Лизиса нет
№ 4	Лизис
№ 5	B. mycoides обнаружен
№ 6	» » »

(табл. 3), положительный результат с пробиркой № 5 и отрицательный с пробиркой № 1 и 3, показывают, что переход бактериофага в эфирный слой не может быть объяснен растворением бактериофага в эфире.

Этот опыт Лемара и Майерса недавно был проверен также Воэ (Voet) [16]. В ее опытах эфирная фракция, содержащая бактериофаг B. coli (S), после обработки обезвоженным Na_2SO_4 сохранила лишь следы бактериофага.

Повидимому, при встряхивании с эфиром мы получаем не растворение, как это утверждает Лемар и Майерс, а взвесь фага.

Важно отметить, что эта взвесь оказывается весьма стойкой Так, после непродолжительного встряхивания системы фильтрат + эфир бактериофаг может быть обнаружен в эфирной фракции через 5 и даже 10 дней.

Факт перехода значительного количества бактериофага в эфирную фракцию может иметь большое методическое значение для целей частичной очистки бактериофага.

В настоящее время с проблемой бактериофагии тесно увязан вопрос о природе фильтрующихся вирусов. Для нас представляло интерес выяснить, какое действие оказывает эфир на вирусы растений. В частности, желательно было выяснить, нельзя ли будет применить эфир для очистки вируса мозаики табака. С этой целью нами был испытан вирус мозаики табака, выделенный из мозаичных табаков, а также «кристаллический» вирус мозаики табака, полученный от Стэнлея. В первом случае для опытов брался: 1) отжатый сок, 2) отжатый сок, профильтрованный через свечу L_3. Однако при повторении вышеизложенных опытов с вирусом мозаики табака постоянно получался отрицательный результат. Как видно из табл. 4, вирус мозаики табака при встряхивании с эфиром в эфирном слое не обнаруживался.

III

Ряд авторов испытывал действие антисептиков (формалин, борная кислота, фенол) на бактериофаги с целью применения их для консервирования бактериофага. В связи с расширением работ по фаготерапии этот вопрос является весьма актуальным. Помимо целей консервирования, применение антисептиков может иметь большое значение при массовых анализах по выявлению бактериофага в эндемических местностях, при исследовании испражнений, воды, почвы и т. д. В этих случаях, как мы предполагаем, может оказаться весьма полезным использование эфира.

Таблица 4

Действие эфира на вирус мозаики табака

		Число некрозов на каждом листе		
		неразведенный	разведенный	
			1/10	1/100
Вирусный сок нефильтрованный	Нижняя фаза . .	—	76.82	12.10
Встряхивался с эфиром 3 часа	Эфирная фаза . .	0.0	0.0	0.0
Тот же сок, не обработанный	(контроль) . . .	—	114.90	30.23
Фильтрат вирусного сока	Нижняя фаза . .	9.10	5.2	0.0
Встряхивался с эфиром 3 часа	Эфирная фаза . .	0.0	0.0	0.0
Тот же фильтрат, не обработанный	(контроль) . . .	20.26	5.4	3.0
Вирусный сок нефильтрованный	Нижняя фаза . .	—	57.42.52	42.40.36
Встряхивался с эфиром 5 часов	Эфирная фаза . .	0.0.0	0.0.0	0.0.0
Тот же сок, не обработанный	(контроль) . . .	—	75.89.90	54.52.50
Фильтрат вирусного сока	Нижняя фаза . .	29.23	7.5	
Встряхивался с эфиром 5 часов	Эфирная фаза . .	0.0	0.0	
Тот же фильтрат, не обработанный	(контроль) . . .	44.39	13.18	
Кристаллический вирус Stanley, разведенный буферной смесью pH — 6.8	Нижняя фаза . .	120.101	90.70	32.30
Встряхивался с эфиром 30 мин.	Эфирная фаза . .	0.0	0.0	0.0
Тот же вирус	Нижняя фаза . .	72.80	56.49	14.19
Встряхивался с эфиром 5 часов	Эфирная фаза . .	0.0	0.0	0.0
Тот же вирус, не обработанный эфиром	(контроль) .	122.117	96.88	32.42

В наших предварительных опытах мы получили следующие результаты. Бульонная культура B. coli commune, содержащая также бактериофаг, была разделена на две равные части: одна часть профильтровывалась через свечу L_3, другая часть встряхивалась в течение 1—2 часов с эфиром. Затем производился учет бактериофага в обеих пробах. Титр бактериофага в пробе, обработанной эфиром, постоянно был выше, чем в фильтрате. Аналогичные опыты были проведены также с культурой B. pyocyaneum. И в этом случае замена процесса фильтрования встряхиванием с эфиром полностью себя оправдала. Следует в дальнейшем выяснить, насколько широко может быть применен эфирный метод для обнаружения бактериофагов также и в естественных условиях.

Кроме того, эфирный метод мог бы иметь следующее применение. При работе с бактериофагом мы имеем дело обычно с фильтратом бактериальных культур. В этом фильтрате могут содержаться и невидимые формы бактерий. Одюруа (Hautduroy) (9), Сукнев (4) и др. для обнаружения невидимых форм использовали фильтраты, содержащие бактериофаг. Таким образом не исключена возможность, что при применении бактериофага с целью профилактики мы можем одновременно внести в организм невидимые формы патогенных микроорганизмов. В 1925 г. Фейгина (Feigin) (7) получила заболевание морской свинки, заражая ее фильтратом лизированной куль-

туры B. typhi abdominalis. Выделенная затем из органов культура оказалась типичной брюшнотифозной палочкой. Бюрнэ (Burnet) ([5]) заражал фильтратом от чумных животных и получил в 4 случаях из 17 положительный эффект. В связи с этими фактами, число которых может быть увеличено, должна быть разработана методика, позволяющая получать фильтраты, свободные от невидимых или фильтрующихся форм патогенных микроорганизмов и содержащие активный бактериофаг. Такая же потребность возникает и при разработке теоретических вопросов по бактериофагии и невидимым формам. В этих случаях эфирный метод мог бы оказать большую услугу, поскольку мы можем ожидать, что невидимые формы относятся к антисептикам так же, как и видимые формы. По данным Коробковой ([1]), фильтрующиеся формы V. cholerae asiaticae относятся к антисептикам так же, как и обычная культура вибриона.

Выводы

1. Различные бактериофаги при воздействии на них эфиром проявляют различную резистентность.

2. Бактериофаги не способны растворяться в эфире.

3. При встряхивании с эфиром в эфирную фракцию частично переходят как бактериофаг, так и споры B. mycoides. Вирус мозаики табака в эфирный слой не переходит.

4. Вирус мозаики табака не гибнет после 5-часового встряхивания с эфиром.

5. Следует разработать метод, позволяющий получать фильтраты, содержащие активный бактериофаг и свободный от невидимых и фильтрующихся форм видимых бактерий. Для этой цели, повидимому, может быть использован эфирный метод.

Институт микробиологии.
Академия Наук СССР.

Поступило
21. III. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Коробкова Е. В., Микроб., эпид. и паразит., 12, 1, 1933.
[2] Одюруа Н., Ультравирусы болезнетворные и сапрофитные.
[3] Риверс Т., Фильтрующиеся вирусы.
[4] Сукнев В. и Вольферц Г. В., Микроб., эпид. и паразит., 11, 4, 1932.
[5] Burnet E., C. R. de la Soc. de biol., 95, 31, 1926.
[6] Corbett, цит. по Buchanan, Physiology and Biochemistry of Bacteria.
[7] Feigin B., C. R. de la Soc. de biol., 92, p. 1528, 1925.
[8] Goldsmith N., J. of Bact., 30, 3, 1935.
[9] Hauduroy P., C. R. de la Soc. de biol., 91, p. 1209, 1325, 1924.
[10] Kabeshima, цит. по J. of Inf. Dis., 1935, Le Mar and Myers.
[11] Klieneberger E., Ctb. f. Bakt., 1 Abt., 118, 1930.
[12] Le Mar J. and Myers J., J. of Inf. Dis., I, 1935.
[13] Nakashima T., Ctb. f. Bakt., 1 Abt., 94, 1925.
[14] Prausnitz C. und Firle E., Ctb. f. Bakt., 1 Abt., 93, 1924.
[15] Tempe C. et Unlhorm M., C. R. de la Soc. de biol., 1909, 9, 1930.
[16] Voet J., C. R. de la Soc. de biol., 192, 25, 1936.
[17] Watanabe T., Arch. f. Hyg., 92, 1, 1923.

M. I. GOLDIN. EFFECTS OF SULPHURIC ETHER ON BACTERIOPHAGES

SUMMARY

I. The question of the nature of bacteriophages remains open. One of the basic arguments in favour of the non-living nature of bacteriophages is their resistance to a number of antiseptics.

It should be noted that the overwhelming majority of experiments devoted to the study of the influence of antiseptics on bacteriophages were performed only with bacteriophages lysitating the microbes of the intestinal group (mainly with coli and shiga-phages). But these bacteriophages, too, are no more stable, with the respect to a number of agents, than are vegetative forms of bacteria.

The present work has been devoted to the study of the effect of sulphuric ether on various bacteriophages.

In the first experiments I studied the length of preservation of bacteriophages under a layer of ether. To that effect 1 cm^3 of bacteriophages was decanted in each of the given wide test-tubes and 5 cm^3 of ether were carefully put in layers on top. The test tubes were then closed with rubber stoppers and kept in a stand at temperature of 20° C. The samples drawn with a Pasteur pipette (0.5—0.1 cm^3) were poured into broad and short test-tubes and kept in a vacuum exsiccator till a complete removal of ether (took place at temp. 20° C during 15—20 minutes). The titre of bacteriophage was checked by the method of Otto and Munter and in such cases when it was necessary to establish a complete inactivation of bacteriophages the tested fluid was several times passed through a young culture with subsequent filtration. The results of the experiments were as follows. Bacteriophage to B. coli comm. which was under a layer of ether, kept its primary titre during 30 days unchanged. Only after 70 days the titre dropped from 10^8 to 10^2. In 100 days it was inactivated. Bacteriophage to B. tumefaciens on the 5th day dropped already its titre from 10^6 to $10^4 — 10^3$ and on the 6th day the titre was equal to zero. Bacteriophage to B. mori on the 6th day showed a sharp weakening, and on the 10 day was completely inactivated. Under the same conditions was performed the experiment with a ten-day-culture B. coli comm. The siftings from this test-tube gave growth on the fourth day already.

Hence in our experiments the bacteriophages to B. tumefaciens proved sensitive to ether, perhaps, in the same degree as did the old culture B. coli comm.; at any rate there is a sharp difference in this respect with bacteriophage to B. coli comm.

In the second series of experiments the test-tubes with bacteriophage (as well as with cultures) and ether were shaken up in a schuttel-apparatus during various periods of time. Bacteriophage to B. coli comm. entirely kept its titre after a 6-hour shaking with ether. Bacteriophage to B. tumefaciens after an hour's shaking already produced a feeble lysis. In experiments with bacteriae after a 1-hour shaking with ether

in three tests out of five the growth of B. pyocyaneum was discovered, and in one case, the growth of B. coli comm.

B. coli comm., after a 25-hour shaking up with ether (3 days for 6 hours, one day for 4 hours, and one day for 3 hours), dropped its titre from 10^8 to 10^6. The spores B. mycoides did not perish under these conditions either.

Thus, in both series of test we have got quite congruent results. Various bacteriophages are able to resist the effect of ether to a different degree. On the basis of the results of our tests with bacteriophage to B. tumefaciens as well as partly to B. mori, we can state that stability, with respect to a number of antiseptics, is not common to all bacteriophages. Consequently, this property is not fundamental and does not characterize the phenomenon of bacteriophagy.

II. Le Mar and Myers carried on in the year 1935 investigations on the effect of ether on bacteriophage to B. enteritidis. On the basis of the obtained experimental material the authors came to a very important and responsible conclusion. They state that the bacteriophage can dissolve in ether. Their chief experiment consists in the following: 50 cm^3 of bacteriophage to B. enteritidis is sterilely introduced into a big separating funnel and from above 50 cm^3 of ether are put in layers on top. Every three days samples are drawn for the presence of bacteriophage in the layers of ether and water. A few days after, the authors discovered bacteriophage in the layer of ether, and 24 days later, according to their statement, the titre of bacteriophage in the layer of ether was much higher than that in the water phase.

If bacteriophage were really able to pass into ether the authors would be entitled to consider bacteriophage as a substance and no as a live being. The checking experiments performed by me with three strains of bacteriophages to B. pyocyaneum, B. mori, B. tumefaciens, staphylococcus did not confirm the data of Le Mar and Myers. We drew samples during 30 days each 2—3 days, and in no case any of investigated bacteriophages were discovered in the ether layer.

According to our experiments and contrary to the data of Le Mar and Myers the dried bacteriophage does not pass into ether. 5 cm^3 of bacteriophage to B. coli comm. was dried in a vacuum-exsiccator above sulphuric acid. Then 50 cm^3 of absolute ether were added into a small retort with dried bacteriophage. During 10 days samples were drawn daily from the bottom of the retort. In all cases bacteriophage was absent.

It is necessary to consider one experiment more, performed by Le Mar and Myers. This experiment consisted in the following. A filtrate, containing bacteriophage, was vigorously shaken up with ether during one hour. Then after a precipitation during 30 minutes a part of the ether extract was put into a small retort and evaporated dry in a vacuum-apparatus at room temperature. The rest was treated with 50 cm^3 of sterile broth and tested for the presence of bacteriophage.

The authors could discover in the ether extract a considerable amount of bacteriophage. On the ground of this experiment they came to the conclusion, that the bacteriophage could easily be extracted by ether dissolving in it.

As our experiments have proved, by shaking with ether all bacteriophages under investigation partly pass into the ether layer. But not only bacteriophages do so. With the same success we can «extract», for instance, the culture of B. mycoides.

In our experiments performed by the above mentioned methods of Le Mar and Myers, after shaking the old broth culture of B. mycoides, we could discover B. mycoides in the ether layer by means of sifting on the cups of Petre.

In order to prove that the bacteriophage dissolves in ether but is not carried there mechanically with water, Le Mar and Myers treated the ether layer containing bacteriophage by a surplus of chloric calcium. As they affirm, even at dehydration the titre of the bacteriophage in the phase of ether did not abate. However, in our experiments we got opposite results. Neither bacteriophage to B. coli comm. nor bacteriophage to B. tumefaciens was discovered by us in the ether extract treated by chloric calcium. On the contrary, B. mycoides under such conditions can be discovered in the ether extract after treatment with chloric calcium. Apparently, by shaking with ether we do not get a solution, as it is affirmed by Le Mar and Myers, but a suspended phage.

It is important to note that this sediment proves to be very stable. Thus, after a short shaking of the system, the filtrate containing bacteriophage plus ether bacteriophage can be discovered in the ether fraction after 5 and even 10 days. The fact of passing of a considerable amount of bacteriophage into the ether fraction can be of great methodical importance for the purposes of partial rectifying of bacteriophage.

At present the question of the nature of filtrable viruses is closely connected with the problem of bacteriophagy. It was interesting for us to find out what effect could ether have on the viruses of plants. In particular, it was desirable to find out whether it were possible to apply ether for rectifying the virus of tobacco mosaic. To this end we tested the virus of tobacco mosaic which was educed from mosaic tobaccos as well as «cristalline» virus of tobacco mosaic received from Stanley. In the first case for the experiments was taken 1) pressed juice, 2) pressed juice filtered through the candle L_3. However, at the repetition of the above-mentioned experiments with the virus of tobacco mosaic we always got negative results. By shaking with ether no virus was discovered in the ether layer.

The application of antiseptics may have a great importance in mass analyses for detecting bacteriophage in endemic places, by examination of defecations, of water, of soil etc. In these cases, as we suppose, the application of ether may be of great use.

In our preliminary experiments we got the following results. The broth culture B. coli comm., containing bacteriophage too, was divided into two equal parts. One part was filtrated through the candle L_3, another was shaken during 1—2 hours with ether. Then, a calculation of bacteriophage in both tests was carried out. The titre of bacteriophage in the sample treated with ether was always higher than that in the filtrate. Analogous experiments were performed with culture B. pyocyaneum. In this case as well the substitution of the process of filtration for shaking with ether completely justified itself. It must be further found out how far can the ether method be used for detecting bacteriophages in natural conditions.

Besides, the ether method could have the following application. While working with bacteriophage we usually have to deal with the filtrate of bacterial culture. In this filtrate can also be present invisible forms of bacteria. Thus it is not tmprobable that when using the bacteriophage with the purpose of prophylaxis, we can at the same time bring into the organism some invisible forms of pathogenetic microorganisms.

A method should be evolved, which would permit us to get filtrates containing an active bacteriophage, but being free from invisible bacteriae as well as of filtrable forms of visible bacteriae. The ether method seems to answer this purpose.

Conclusions

1. Different bacteriophages under the influence of ether display different resistance.
2. Bacteriophages cannot dissolve in ether.
3. Being shaken with ether both bacteriophage and spores B. mycoides partly pass into the ether fraction. The virus of tobacco mosaic does not pass into the ether layer.
4. The virus of tobacco mosaic does not perish after 5-hour-shaking with ether.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. В. МАРТЫНОВ

О НОВОМ ПЕРМСКОМ ОТРЯДЕ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ *GLOSSDLYTRODEA*

(Представлено академиком А. А. Борисяком)

В настоящей статье автор описывает из пермских отложений по р. Сояне, Северного края, несколько форм насекомых, напоминающих одну ранее описанную форму (род *Jurina* Zal.) из Тихих Гор неясного систематического положения. На основе изучения морфологии крыльев всех этих форм и сравнения их с другими группами автор приходит к заключению, что они составляют особый новый отряд вымерших насекомых, обнаруживающий связи как с прыгающими (*Saltatoria*), так и с непрыгающими прямокрылыми (*Paraplecoptera* и др.).

В 1929 г. М. Д. Залесский описал из Тихих Гор одно очень странное переднее «крыло». Форма его сравнена с формой шпатели; жилкование состоит из прямых жилок, связанных рядами часто поставленных поперечных, и, наконец, кругом почти всего крыла тянется особая кайма, образовавшаяся вследствие того, что спереди субкоста, а сзади жилка, называемая Залесским задней ветвью кубитуса, проходят параллельно переднему и заднему краю крыла и почти соединяются на конце. Вид этот автор назвал *Jurina scutulata* Zal. и отнес к числу насекомых incertae sedis, хотя и выделил ее в особое семейство *Jurinidae*. По толкованию автора R делится на две ветви у середины крыла, а RS отходит от R в конце первой трети крыла. Далее идут две длинных самостоятельных ветви M, затем кубитус, делящийся на две ветви против середины медианы. В анальной области проходит несколько параллельных жилок. В заключение автор говорит, что описанную форму можно относить к *Protorthoptera* или *Protoblattoidea*.

В русской работе Залесским дан только один рисунок; во французском же тексте, опубликованном в 1932 г., были даны еще таблицы фотографий, и на одной из них изображено крыло *Jurina* (табл. XII, фиг. 6), что дает уже лучшее представление об этой форме.

В материалах из отложений по р. Сояне, Архангельского края, мы обнаружили целый ряд надкрылий (по нашему мнению, это надкрылья, а не крылья), частью очень похожих на форму Залесского,

частью отличающихся от нее более значительно. Некоторые экземпляры сохранились очень хорошо, и это позволило нам изучить с достаточной подробностью их жилкование и установить гомологии жилок. Как видно из прилагаемых фигур, некоторые надкрылья (фиг. 1а, 2а) действительно очень походят на надкрылья *Jurina scutulata* Zal., но это последнее, если судить по рисунку Залесского, отличается от них тем, что оно лишено прекостальной области, анальные жилки расположены у него несколько иначе и нехватает одной жилки в средней части крыла. Являлся вопрос, каково же отношение наших форм к роду и виду Залесского? Относятся ли наши формы, наиболее похожие на *Jurina scutulata*, к роду *Jurina* или к особому роду? Большие сходства в форме и размерах, не говоря уже о жилковании, заставляли меня предполагать, что и у *Jurina scutulata* прекостальная область, вероятно, существовала, только не сохранилась. Рассмотрение фото Залесского (табл. XII, фиг. 6) позволяло предполагать, что отличий в области медианы и в характере анальных жилок, вероятно, также не существует.

Ю. М. Залесский, который присутствовал на моем докладе об этих формах в Зоологическом институте[1], сообщил мне, что следы небольшой прекостальной области, насколько он припоминает, у *Jurina scutulata* существуют; он это надкрылье изучал и дал его рисунок. Это сообщение Ю. М. Залесского подтверждает мое предположение, и хотя я не получил возможности видеть оригинал, тем не менее теперь я могу, как мне думается, уже с уверенностью сказать, что некоторые из описываемых мною форм действительно принадлежат к роду *Jurina* Zal., другие же представляют особые роды.

Дальнейшее изучение всех этих родов приводит к заключению, что они составляют особый своеобразный комплекс, по жилкованию надкрыльев более всего напоминающий саранчевых прямокрылых, а затем карбоновое семейство *Caloneuridae* Handl. и пермское семейство *Euthygrammidae* Mart. Своеобразие этого комплекса настолько велико и очевидно, что мне представляется невозможным относить его к огромному старому отряду *Protorthoptera* Handl., который я теперь подразделяю на два отдельных отряда — собственно *Protorthoptera*, ведущих к *Orthoptera-Saltatoria*, и *Paraplecoptera* — большой комплекс, включающий в себя преимущественно веснянкообразные непрыгающие, вымершие семейства *Spanioderidae*, *Palaeocixiidae*, *Ischnoneuridae*, *Camptoneuritidae*, *Geraridae* и некоторые другие. Наш комплекс, для которого я предлагаю название *Glosselytrodea*, по строению надкрыльев очень напоминает некоторых саранчевых[2], но это сходство скорее внешнего характера, и об от-

[1] Научное заседание Зоологического института Академии Наук 4 января 1937 г.

[2] Особенно самцов *Gomphocerus sibiricus* L., на что обратила мое внимание Э. Ф. Мирам.

несении нашей группы к отряду *Orthoptera-Saltatoria* не может быть и речи. Бо́льшее значение может иметь сходство с *Caloneuridae* и *Euthygrammidae*, однако ближайшее рассмотрение строения надкрыльев обнаруживает, что эволюция жилкования у этих двух семейств пошла по совсем иному пути, чем у *Glosselytrodea*, так что объединять вместе эти две группы не представляется возможным. Поэтому в настоящее время для нас рисуется лишь один выход — признать за группой *Glosselytrodea* значение особого отряда.

Ниже мы подробнее рассмотрим его отношения, сейчас же приступим к описанию входящих сюда форм.

ОТРЯД *GLOSSELYTRODEA* ORDO NOVA

Передние крылья имеют характер надкрылий. Прекостальная область обычно есть,— выдающаяся, но не заходящая далее половины длины крыла; анальная область сужена к концу, клиновидная. Субкоста длинная, на конце загибается назад; задний кубитус (CuP) в дистальной половине обычно вытягивается в параллельную заднему краю ветвь, которая на конце надкрылья переходит в SC, образуя род каймы. Все ветви R, M и Cu, а также и анальные жилки прямые и связаны рядами поперечных жилок. R образует одну или несколько ветвей сектора и в основании сливается с медианой, которая рано делится на две прямые ветви. Кубитальная область клиновидная. Передняя ветвь CuA (CuA_1) сближена с MP; CuA_2 обычно делится на две ветви, CuP сильный и обычно дает продолжение, переходящее спереди в SC. A_1 и A_2 прямые, а позади них имеется еще и третья предкраевая анальная, вероятно, вторичная.

Задние крылья, вероятно, расширены в анальной части. Ноги бегательные; переднеспинка умеренная, небольшая; голова направлена вниз.

К этому отряду мы относим три семейства: *Jurinidae* M. Zal., *Glosselytridae* n. fam. и *Anorthoneuridae* n. fam. из верхней перми северной половины Европейской части СССР. Они могут быть различены следующим образом:

1. (4)— Надкрылья с ясной прекостальной областью; дистальная половина охвачена каймой.
2. (3)— Прекостальная область спереди также имеет окаймление; продольные жилки немногочисленные . . . . . *Jurinidae.*
3. (2)— Прекостальная область не окаймлена; продольные жилки многочисленные. . . . . *Glosselytridae.*
4. (1)— Прекостальной области нет; задней каймы нет. . . . . *Anorthoneuridae.*

Семейство *Iurinidae* M. Zal.

Jurinidae M. Zalessky. Труды Общества естествоиспытателей Казанского университета, т. 52, вып. I, 1929, стр. 28, рис. 15; Bulletin

Soc. géolog. de France, 5-e sér., t. 2, 1932, стр. 202, рис. 12, табл. XII, фиг. 6.

Прекостальная область имеется, выдается вперед, но к середине переднего края выклинивается. В ней проходит несколько жилок, до переднего края, однако, не доходящих, кроме основной, которая вытягивается в длинную жилку, протекающую параллельно переднему краю. Анальная область также выклинивается к середине и подобна прекостальной. Косто-кубитальная область языковидная, но клиновидно сужена в основании между прекостальной и анальной областями. SC и CuP — сильные жилки, и их продолжения в дистальной части переходят друг в друга. R дает одну, две ветви сектора радиуса или ни одной, и в основании связывается с MA; деление M на MA и MP происходит близ основания крыла. CuA_1 сближен с MP; CuA_2 — более слабая жилка, обычно делящаяся на две ветви. CuP — сильный и имеет дистальное продолжение. Вдоль заднего края анальной области проходит параллельная ему анальная жилка, вероятно вторичная; между A_1, A_2 и задней предкраевой проходят промежуточные жилки. Между продольными жилками густыми рядами расположены поперечные. Поверхность надкрылий гладкая, с рядами точек вдоль жилок; на нижней стороне жилки выдаются и точек нет.

Сюда относится род *Jurina* Zal. с несколькими видами с р. Сояны и из Тихих Гор.

Характеристики или диагноза семейства М. Д. Залесским не дано; в моей характеристике интерпретация жилкования дана иная, чем у Залесского.

РОД *JURINA* M. ZAL.

Поскольку в семействе нам известен только один этот род, к нему целиком относятся приведенные выше признаки семейства, к которым мы можем прибавить немногое.

В прекостальной области можно различить до шести слегка расходящихся жилок, из которых 2—5-я не достигают окаймляющей (субмаргинальной) жилки и на конце соединяются друг с другом, не считая связывающих поперечных; последние имеются также между краевой и параллельной ей подкраевой жилками; 6-я жилка идет вблизи косты и доходит до края. SC — сильная, особенно в основной части, R и RS — слабее; RS отходит от R у середины крыла, если же их два, то основная ветвь отходит еще раньше. MA подобна R и RS, MP вогнутая и, вероятно, бледная. CuA_1 сближен с MP, и образуемая ими узкая полоска направляется почти прямо наружу, немного отступя от середины крыла. CuA_2 отходит от основной части CuA_1, слабый; CuP — сильный. Форма надкрылий почти симметричная; размеры колеблются от 7.5 до почти 12 мм.

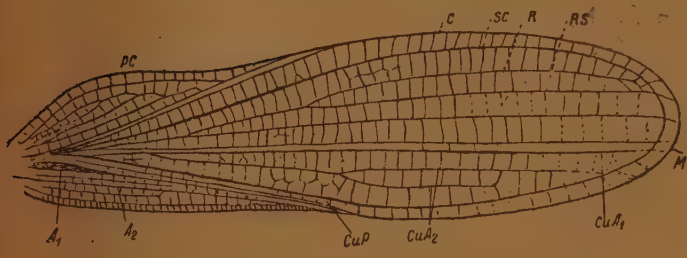
Тип рода *Jurina scutulata* Zal. из Тихих Гор, но вид этот описан по недостаточно сохранившемуся экземпляру, почему мы сначала

опишем новые виды с р. Сояны, а затем уже дадим замечания о тихогорском виде.

Виды рода *Jurina* могут быть различены по надкрыльям таким образом:

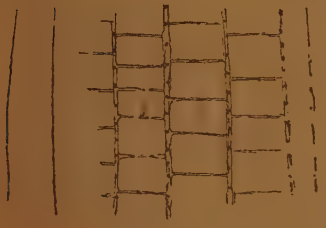
1 (2) R простой, особого RS нет . . . . . *Jurina reducta* n. sp.
2 (1) R с одной или двумя ветвями RS
3 (4) R с одной ветвью сектора . . . . . *Jurina marginata* n. sp.
4 (3) R с двумя ветвями сектора
5 (6) Дистальная ветвь RS отходит от R на уровне середины крыла; поперечные жилки не очень часты . . . . . *Jurina sojanensis* n. sp.
6 (5) Дистальная ветвь RS отходит от R за серединой крыла; поперечные жилки расположены очень густо . . . . . *Jurina scutulata* Zal.

1. ***Jurina marginata*** (фиг. 1a—d, 4)

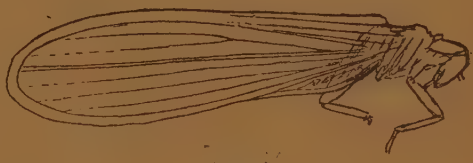


Фиг. 1a

Фиг. 1d



Фиг. 1b



Фиг. 1c

Фиг. 1. *Jurina marginata* n. sp.

1a — жилкование надкрылья; 1b — часть жилок при значительном увеличении: видны места расположения точек; 1c — общий вид насекомого сбоку (экз. № 686/117); 1d — очертания переднегруди и головы у экз. № 961/94

Fig. 1. *Jurina marginata* n. sp.

1a — venation of tegmen; 1b — portion of same, enlarged; 1c — general outlines of insect from side, specimen No. 686/117; 1d — outlines of pronotum and head, specimen No. 961/94

Обозначения (к фиг. 1 и 7).

PC — прекостальная область; C, SC, R, RS — коста, субкоста, радиус, сектор радиуса; MA, MP — передняя и задняя медианы; CuA_1, CuA_2, CuP — передний кубитус, его задняя ветвь, задний кубитус; A_1, A_2 — анальные жилки

Этот вид представлен у нас большим количеством экземпляров (около 38) надкрылий. Некоторые экземпляры дают вид насекомого

сбоку (686/117, 687/117 и др.); на них видна голова, переднегрудь и ноги, но без лапок. Описание дано по нескольким экземплярам; фиг. 1a сделана с экз. № 682/117 из Летополы, с нее же сделана фиг. 2b; фиг. 1c сделана с экз. № 687/117. На фиг. 4 дана фотография экз. 682/117.

На некоторых экземплярах видны слабые отпечатки задних крыльев, которые мы не можем отнести с уверенностью к *Jurinidae*; жилкование на них не разбираемо.

Надкрылья. В прекостальном поле 2—5-я жилки на концах загибаются наружу, соединяясь со следующей жилкой; подкраевая, или субмаргинальная жилка проходит отдельно и связана поперечными как с концами 2—5-й жилок, так и с краевой. R присоединяется к медиане (MA) против дистальной части прекостальной области, причем место слияния несколько вариирует; имеется только одна ветвь RS, отходящая против конца прекостальной и анальной областей; концы R, RS и M заходят за окаймляющую жилку SC-CuP. MP — вогнутая, CuA_1 протекает близко к ней; CuA_2 — тонкий и делится на две ветви немного позже начала анальной области; CuP — сильный, толстый, хотя и вогнутый; в основной половине он прямой, а затем загибается параллельно заднему краю надкрылья. Поперечные жилки расположены густо; между CuA_2 и CuP и между R и SC некоторые поперечные иногда связываются зигзагообразно между собой. A_1 утолщена в основной части и идет до конца почти параллельно CuP; A_2 идет до конца и постепенно сближается с A_1; задняя предкраевая или третья анальная проходит близ края и на конце упирается в A_2. Между всеми анальными проходят прямые промежуточные жилки, связанные с соседними поперечными. Краевая полоска несколько загнута внутрь, видимо, перепончатая и содержит очень густой ряд поперечных жилок. Все жилки кажутся бурыми или буроватыми.

Строение. Верхняя поверхность надкрылья довольно гладкая, продольные и поперечные жилки буроватые, но слабо выдаются и выделяются своим более темным цветом. Рассматриваемые при большем увеличении (фиг. 1b), они имеют вид буроватых жилок, по которым густо и правильно расположены в один ряд черные точки, иногда имеющие вид слабых черных ямочек; подобные же точки замечаются, хотя и не постоянно, и по поперечным жилкам, по 1—2 точки на каждой жилке; точки поперечных жилок мельче и не так заметны, как точки продольных жилок, на которых они имеются постоянно. Вероятно, эти точки представляют собой следы отпавших небольших волосков.

Верхняя хитиновая пластинка надкрылья, очевидно, утолщенная, в связи с чем жилки почти не выдаются. Строение нижней стороны надкрылья лучше сохранилось у *Jurina sojanensis* n. sp., где оно и будет описано.

Как показывают некоторые отпечатки целых насекомых, над-

крылья (и крылья) в покое располагаются крышеобразно, а продольные участки анальных областей между A_2 и краем налегают сверху один на другой.

Длина надкрылий сильно вариирует, от 7.5 до 11 мм, но чаще всего мы встречаемся с длинами 9.5—10 мм; длина типичного экземпляра 682/117 — 9.8 мм.

Отпечатков задних крыльев не сохранилось; вероятно, они расширены в анальной области.

Остатки тела. Имеется несколько отпечатков целого насекомого сбоку — № 686/117, 687/117, 961/94, 232/2455 и 239/2455,— но очертания груди довольно неявственны (фиг. 1c, 1d); переднеспинка была небольшая, но, повидимому, слегка выгнутая.

Ноги были бегательные, задние почти равны средним и передним; бедра довольно широкие, голени — гораздо тоньше; лапки не сохранились.

Голова овальная сбоку, направленная ртом вниз; на одном экземпляре виден слабый след одного усика, но строение его, членистость, не сохранилась.

Сюда относится около 30 экземпляров, большинство из Летополы и Ивы-Горы, меньше из Шеймо-Горы. Из Летополы происходят экземпляры № 682 (фиг. 1a, 1b), 663, 672, 667, 677, 678, 671, 685, 233 и некоторые другие,— все из коллекции № 117, собр. Я. Д. Зеккелем в 1935 г.

Из Ивы-Горы происходят № 961/94, 549/94, 352/94, 403/94, 432/94, 684/117, 369/94, 348/2334, 349/2334, 937/94, 807/94, 409/94 сборов 1929, 1934 и 1935 гг.

Шеймо-Гора — 662/117, 684/117, 686/117 (фиг. 1c), 351/94.

Размеры надкрылий вариируют; наичаще встречаются надкрылья около 10 мм; имеется несколько мелких экземпляров в 8, 8.5, 9 мм.

2. *Jurina sojanensis* n. sp. (фиг. 2a, 2c и 2d; 5)

Сюда относится до 7 экземпляров надкрылий; в одном случае видны остатки груди и головы, но с недостаточно ясными контурами.

Среди относящихся сюда экземпляров мы различаем две формы; за типичный экземпляр мы принимаем № 681/117 из Летополы, с которого и сделана фиг. 2a.

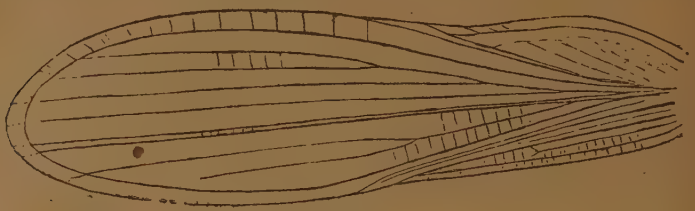
Надкрылья очень похожи на надкрылья *Jurina marginata* и отличаются следующим. От R отходит не одна, а две ветви сектора радиуса, причем проксимальная отходит ближе к основанию, между началом дистальной ветви и местом соединения R с MA. Поперечные жилки расположены несколько реже, по крайней мере в костальном поле; CuA_1 сильно сближена с MP.

Сюда относятся экземпляры № 681/117, 666/117, 679/117 из Летополы, 865/94 и 555/94 из Ивы-Горы.

Длина надкрылий 11 и 10.8 мм.

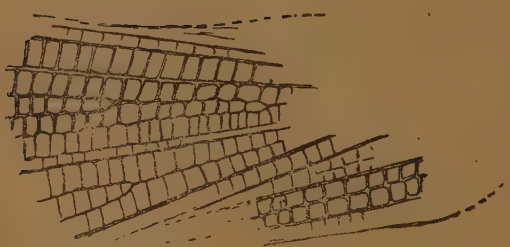
Jurina sojanensis forma (ab.) *radialis* nov. (фиг. 2b)

Отличается тем, что дистальная ветвь сектора радиуса своим основанием соединена не с R, а с проксимальным сектором, благодаря чему получается один двуветвистый радиальный сектор; радиус



Фиг. 2a

Фиг. 2b



Фиг. 2c

Фиг. 2d

Фиг. 2. *Jurina sojanensis* n. sp.

2a — жилкование надкрылья; 2b — жилкования надкрылья у аберрации *radialis*; 2c — вид жилок и нижней пленки надкрылья сверху; 2d — очертания головы и ног у *Jurina sojanensis*

Fig. 2. *Jurina sojanensis* n. sp.

2a — venation of tegmen; 2b — venation of tegmen in the aberr. *radialis*, nov.; 2c — portion of the lower chitinous membrane of tegmen, from above; 2d — outlines of head and legs in *J. sojanensis*

в основании соединен и с MA и с SC. Длина надкрылья экз. 668/117 11 мм. Сюда относятся указанный № 668/117 из Летополы, затем 864/94 и 868/94; длина их 10.5—11 мм.

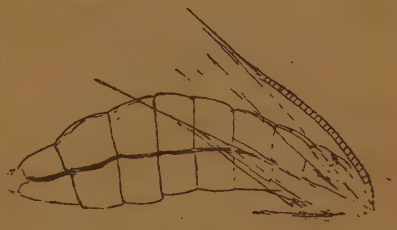
Я не нахожу у описанной формы каких-либо иных отличий, кроме отхождения обеих ветвей сектора радиуса, и думаю, что она является, действительно, лишь формой или аберрацией первой формы.

Строение надкрылья. У экземпляра № 555/94 из Ивы-Горы надкрылье сохранилось очень хорошо и позволяет судить не только о верхней, но и о нижней, внутренней сторонах (фиг. 5).

Верхняя пластинка здесь легко снимается, и по снятии ее мы видим, как я думаю, верхний отпечаток нижней пластинки. Пластинка эта желтая, а жилки, тоже бледные, хорошо очерчены, резко выдаются и лишены каких-либо точек (фиг. 2c). Такие картины приводят меня к заключению, что на нижней поверхности жилки лучше выделяются и не несут никаких волосков.

Фиг. 3*a*

На экземпляре № 687/117 из Летополы и его обратном отпечатке сохранились остатки груди, головы и ног, но недостаточно ясные; ляжки, бедра и голени имеют тот же вид, как у *J. marginata* n. sp.



Фиг. 3*b*

Фиг. 3. *Jurina reducta* n. sp.; 3a — жилкование надкрылья; 3b — брюшко по экз. № 549/94, сбоку
Fig. 3. *Jurina reducta* n. sp.; 3a — venation of tegmen; 3b — abdomen from side

3. *Jurina reducta* n. sp. (фиг. 3a и b).

Несколько экземпляров надкрылий из Летополы и Ивы-Горы; фиг. 3a сделана с экз. № 680/117 из Летополы. Форма и жилкование надкрылий, как у *Jurina marginata* n. sp., но R простой, без ветвей RS; в основании он обычным образом соединяется с MA; CuA_1 сильный и проходит близко к вогнутой MP, CuA_2 простой, не бифурцирует; основание его у экз. 680/117 Y-видно, но вообще несколько вариирует. Поперечные жилки расположены довольно густо.

Размеры мельче, чем у предыдущих видов, и колеблются от 7.2 до 8.5 мм.

Строение надкрылий, видимо, совершенно сходно с предыдущими двумя видами.

У экз. № 549/94 из Ивы-Горы сохранилось брюшко (фиг. 3b), однако последние сегменты, 9-й и 10-й, не сохранились, и мы ничего не можем сказать об его половых придатках.

Сюда относятся № 680/117 (фиг. 3a), 667/117, 673/117, 670/117, 675/117, 678/117 из Летополы и экз. 549/94 из Ивы-Горы.

Замечания о *Jurina scutulata* M. Zal.

Описанное под этим названием М. Д. Залесским надкрылье очень похоже на надкрылья соянских видов *Jurina*, особенно *Jurina sojanensis* n. sp.

У *Jurina scutulata* R также образует две ветви сектора, как у *J. sojanensis*, только места отхождения их расположены немного более дистально. Сходно устроен и кубитус; поперечные жилки сходны, но, если судить по рис. 12 Залесского, расположены чаще, чем у *sojanensis* и *marginata*.

Особенностями *Jurina scutulata*, как она описана и изображена на фиг. 12, являются: отсутствие прекостальной области, несколько иное расположение анальных и промежуточных жилок и, наконец, то, что на месте сближенных CuA_1 и MP нарисована только одна жилка, обозначенная как M, задняя ветвь.

Во французском издании работы М. Д. Залесского (1932) приложены фототаблицы, и на рис. 6 табл. XII мы ясно видим ту же узкую полосу из двух жилок, какая есть у наших видов *Jurina*; передняя жилка представляется вогнутой и имеет такой неровный вид, как и у *J. marginata* и *J. sojanensis*. Очевидно, это и есть MP, а идущая рядом с ней жилка есть CuA_1. Анальные жилки сохранились лишь частично, но их направление на фотографии очень напоминает расположение таковых у соянских видов.

Прекостальная область, очевидно, не сохранилась, или сохранилась частично. Ю. М. Залесский, как сказано выше, сообщил мне, что, насколько он помнит, остатки прекостальной области у зарисованного им экземпляра *J. scutulata* были. Из всего этого с уверенностью можно заключить, что надкрылье тихогорского вида имеет ту же форму и то же жилкование, что у соянских видов. Ближе всех к *J. scutulata* стоит *J. sojanensis*, отличаясь от нее немногим; длина надкрылья *scutulata* 11 мм, следовательно, как у *J. sojanensis*. Возможно, что *J. sojanensis* окажется даже синонимом *J. scutulata*, но пока я нахожу более правильным считать ее особым, хотя и близким к последнему, видом.

Семейство *Glosselytridae* nov. fam.

Надкрылья по своей форме и общему строению подобны надкрыльям *Jurinidae*, но прекостальная область не имеет подкраевой жилки и каймы и содержит много расходящихся жилок. Радиус образует 4 ветви сектора (не менее). Кубитус также образует несколько ветвей. Тип семейства — род *Glosselytron* n. gen. с р. Сояны.

РОД *GLOSSELYTRON* n. gen.

К характеристике семейства можно прибавить следующее. Костальное поле сравнительно широкое, идущие вперед от субкосты ветви косые; субкоста сильная, на конце переходит в CuP; R состоит

Фиг. 4. *Jurina marginata* n. sp. (фотография надкрылья)

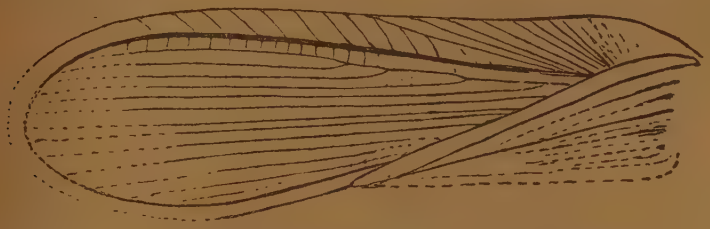
Фиг. 5. *Jurina sojanensis* n. sp. (фотография надкрылья)

всего из 5 ветвей, а M, повидимому, из 2 ветвей; расстояние между MP и CuA_1, почти так же широко, как соседние поля; CuA_2 дает несколько ветвей. Анальная область имеет форму, сходную с таковой у *Jurina*.

Сюда относится один вид — *Glosselytron multivenosum* n. sp. из Летополы и Ивы-Горы.

Glosselytron multivenosum n. sp. (фиг. 6)

Прекостальная область доходит до середины надкрылья и немного выдается вперед; прекостальных жилок много; они идут, постепенно расходясь, наружу и вперед и достигают переднего края, не образуя предкраевой жилки. Субкоста сильная, дает вперед косые ветви и на конце переходит в CuP, как у *Jurina*, но продольных жилок



Фиг. 6. *Glosselytron multivenosum* n. gen. n. sp.; жилкование надкрылья

Fig. 6. *Glosselytron multivenosum* n. gen. n. sp.; venation of tegmen

между SC и CuP гораздо больше; R образует 4 ветви сектора; M состоит, повидимому, из двух главных ветвей, как у *Jurina*, а CuA_2 образует не две, а несколько ветвей. Все продольные жилки идут параллельно, густым рядом; поперечных жилок между ними не видно.

Анальная область у нашего экземпляра завернулась вперед, вследствие чего жилкование основной части стало нераспознаваемым; эта анальная область имеет клиновидную форму, как у *Jurina*, и, видимо, сходное жилкование.

Длина надкрыльев 16—19 мм.

Сюда относятся № 676/117 (фиг. 4) и его обратный отпечаток № 677/117 из Летополы и № 276/94 из Ивы-Горы; первое надкрылье имеет длину 16 мм, второе 19 мм. Следовательно, этот вид много крупнее видов рода *Jurina*.

Семейство *Anorthoneuridae* nov fam.

Костальный край выпуклый, прекостального поля нет. Субкоста на конце загибается назад, затем исчезает; задней каймы нет.

Медиана состоит из двух параллельных ветвей MA и MP; R в основании соединяется с MA, а затем образует ветви сектора. CuA_1 проходит близко к MP; CuA_2 отходит от его основной части; CuP

идет назад и наружу. Анальная область немного шире, чем у *Jurinidae*, и более перепончата.

Сюда относится род *Anorthoneura* n. gen. с р. Сояны.

РОД *ANORTHONEURA* n. gen.

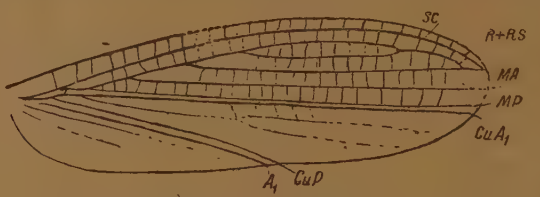
Костальный край выпуклый; субкоста проходит почти параллельно косте и на конце загибается назад, но затем исчезает. R образует одну или две ветви сектора. Кубитальная область широка снаружи и клиновидно сужена к основанию; CuP доходит до заднего края, так что задней каймы нет. В анальной области видны спереди две прямые жилки, задняя же часть более или менее перепончата. Между продольными жилками расположены правильные ряды поперечных.

Сюда относятся два вида.

1. *Anorthoneura assymmetrica* n. sp. (фиг. 7)

№ 669/117, Летополя, 1935, Зеккель.

Судя по сильной, выпуклой косте — это переднее крыло или надкрылье. SC к основанию постепенно немного отделяется от косты,



Фиг. 7. *Anorthoneura asymmetrica* n. gen n. sp.; общий вид надкрылья

Fig. 7. *Anorthoneura asymmetrica* n. gen. n. sp.; tegmen

а к концу сближается с ней, но обрывается; R образует две ветви сектора, из которых дистальная у нашего экземпляра перед концом опять соединяется с ним. MP вогнутая, CuA_1 выпуклый и протекает рядом с ней. Кубитальная область значительно расширяется кнаружи, и на этом основании можно предполагать, что CuA_2 делится (CuA_2 не сохранился, кроме начала). A_1 проходит близко и параллельно CuP, а затем видна слабо еще одна продольная жилка; в расположенной позади нее части анальной области жилок не видно; эта часть, видимо, перепончатая. Длина надкрылья 9.5 мм.

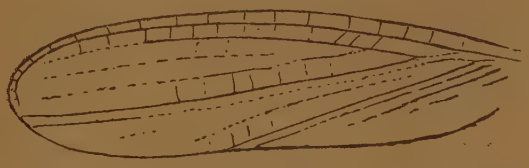
2. *Anorthoneura insignis* n. sp. (фиг. 8)

Экз. № 669/117, Летополя, 1935, Зеккель.

Надкрылье несколько более вытянутой формы, чем у *A. asymmetrica* n. sp.; R дает, повидимому, только одну ветвь сектора; CuA_1 мало сближен с MP, по крайней мере в дистальной половине, и связан с ней поперечными жилками, которых не видно у предыду-

щего вида (CuA_2 не сохранился); A_1 параллельна CuP; анальная область несколько уже, чем у *A. asymmetrica*; поперечные жилки в костальном и субкостальном поле расположены не так густо. Длина надкрылья 8 мм.

Семейство *Glosselytridae*, несомненно, близко к семейству *Jurinidae*, а семейство *Anorthoneuridae* стоит в стороне от них, так как надкрылья у него лишены прекостальной области и анальная область более или менее перепончатая. Тем не менее последнее семейство должно быть отнесено к тому же отряду, так как имеет сходно устроенные R, M и кубитальную область.



Фиг. 8. *Anorthoneura insignis* n. sp.; общий вид надкрылья
Fig. 8. *Anorthoneura insignis* n. gen. n. sp.; tegmen

Отношения *Glosselytrodea*

Эта группа, особенно семейства *Jurinidae* и *Glosselytridae*, обладает чрезвычайно оригинально устроенными надкрыльями. Ортоптероидные черты этих надкрылий несомненны, но выяснить родственные отношения описанного отряда не легко. С первого взгляда кажется, что в надкрыльях *Jurinidae*, а еще более *Anorthoneuridae* есть сходство с пермским семейством *Euthygrammidae*, а отчасти и с каменноугольным семейством *Caloneuridae*, но ближайшее сравнение показывает, что сходство это совершенно поверхностного свойства и обязано тому, что и там и тут прямые продольные жилки связаны густыми рядами поперечных. В действительности надкрылья этих двух групп построены совершенно различно. Прекостальная область у *Glosselytrodea* обычно хорошо развита, у *Euthygrammidae* и *Caloneuridae* отсутствует[1]; анальная область у первых невелика, у вторых она развита лучше, а у *Euthygrammidae* чрезвычайно вытянута; радиус также устроен различно в обеих группах. Но наибольшим отличием *Euthygrammidae* и *Caloneuridae* является сильная редукция у них кубитальной области, особенно у первого семейства, где CuP проходит совсем рядом с CuA. У *Glosselytrodea* кубитальная область хорошо развита и имеется особый CuA_2, обычно еще делящийся.

Можно сказать, что эволюция основного жилкования в надкрыльях обеих групп пошла по совсем различным путям.

По существу бо́льшее сходство наблюдается с надкрыльями палео-

[1] За одним исключением: у *Caloneura dawsoni* Brong. Bolton изображает небольшую прекостальную область (1925, стр. 15).

зойских прямокрылых, именно семейств *Oedischiidae* и *Stenaropodidae*, у которых имеется аналогичная прекостальная область, а в кубитальной есть CuA_2.

Еще большее сходство с *Glosselytrodea* обнаруживают некоторые *Orthoptera-Saltatoria*, особенно саранчевые. У мелкой формы *Gomphocerus sibiricus* L. это сходство доходит до курьеза, и оно, по-моему, не лишено известного значения. Подобные сходства, проявляющиеся иногда больше даже у позднейших групп, свидетельствуют о том, что предки тех и других групп были близки друг к другу и имели много общих зачатков. Эти общие зачатки и позволяют иногда потомкам развить весьма сходные черты.

Несмотря на всю специализацию своих надкрылий, *Glosselytrodea* сохранили некоторые характерные черты надкрылий *Protorthoptera* и *Orthoptera* и тем самым обнаруживают свои родственные отношения с *Orthoptera-Saltatoria*.

Однако *Glosselytrodea* не вступили на путь эволюции *Orthoptera-Saltatoria*, так как ноги их остались более или менее гомономны, как у *Paraplecoptera*. Голова у них направлена вниз, усики нитевидные, не очень тонкие. *Glosselytrodea* не могут быть причислены к *Protorthoptera*, но их нельзя соединять и с *Paraplecoptera*, так как жилкование крыльев последних отличается от жилкования надкрылий *Glosselytrodea* больше, чем *Protorthoptera*.

Все это приводит нас к выводу, что эта группа отделилась от корня *Protorthoptera* (s. latu) очень рано, не в перми, а глубоко в карбоне. Положение этого отряда будет между стволами *Protorthoptera* (*Saltatoria*) и *Paraplecoptera*, но ближе к первым.

Задние крылья *Glosselytrodea*, к сожалению, остались нам неизвестными. Ввиду того, что передние крылья имеют характер оригинальных надкрылий, можно предполагать, что задние крылья были расширены в анальной области, ибо иначе они не могли бы летать. Вряд ли они имеют какие-либо отношения к *Protelytroptera*: эта группа родственна *Dermaptera* и вместе с ними приближается к *Blattopteroidea*.

Институт палеонтологии.
Академия Наук СССР.

Поступило
28. V. 1937

ЛИТЕРАТУРА

[1] Залесский М. Д., О новых насекомых из пермских отложений бассейнов рек Камы, Вятки, Белой, Труды О-ва естествоиспытателей при Казанском университете, т. 2, вып. 1, стр. 28—29, фиг. 15, 1929.

[2] Bolton H., Insects from the Coal Measures of Commentry. British Museum (Natural History). Fossil Insects, № 2, 1925.

[3] Handlirsch A., Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen, Leipzig, 1908.

[4] Martynov A., Permian Fossil Insects of North-East Europe. Trav. Mus. Géolog. Acad. Sci. URSS, t. 4, 1928.

[5] Zalessky M. D., Observations sur les nouveaux Insects permiens de l'Europe Orientale. Bull. Soc. Géolog. de France, 5-e sér., t. 2, 1932.

A. MARTYNOV. ON A NEW PERMIAN ORDER OF ORTHOPTEROID INSECTS *GLOSSELYTRODEA*

SUMMARY

In the collection from the Sojana river there are many reprints of fore wings, which resemble more or less closely those of *Jurina scutulata* M.Zal. from the Tikhije Gory. This genus and species was erected by M. D. Zalessky (1929) into a distinct family of uncertain position. The examination of all-representatives of *Jurinidae* Zal. and of allied genera from the Sojana river has convinced me, that here we deal with a very distinct group, which may be separated from the *Protorthoptera* (s. latu) into a distinct new order — *Glosselytrodea*, which in its wing venation remotely reminds one of *Orthoptera-Saltatoria*.

GLOSSELYTRODEA ordo nov.

Anterior wings with the characters of tegmina. Precostal area present, not extending beyond the middle of the fore edge; anal region cuneiform; SC long at the end of the tegmen curving backwards; CuP in its distal portion usually extending into a long branch, parallel to the hind edge of the tegmen and at its end uniting with SC, thus forming a sort of marginal border. All branches of R, M, Cu and the anal veins are straight, interconnected by series of cross-veins. R with one or several branches of RS; at its base it is united with M, which early divides into two straight branches. Cubital region gradually dilating to its end: CuA_1 approximated to MP, CuA_2 usually divided into two branches. Behind A_1 and A_2 there is a third, probably secondary anal vein.

Posterior wings probably dilated in their anal parts. Legs cursorial; pronotum moderate, head directed somewhat downwards.

Three families may be referred to this order,— *Jurinidae* Zal., *Glosselytridae* fam. nov. and *Anorthoneuridae* fam. nov.

1 (4) Tegmina with distinct precostal region; distal part bordered.
2 (3) Precostal region also bordered; longitudinal veins not numerous . . . . . *Jurinidae.*
3 (2) Precostal region without any border; longitudinal veins numerous . . . . . *Glosselytridae.*
4 (1) Precostal region absent; posterior border of tegmen lacking . . . . . *Anorthoneuridae.*

Fam. *Jurinidae* M. Zalessky

Precostal area with several veins, the basal of which is extended into a long branch (submarginal vein), running parallel to the fore margin of the precostal area. Anal region cuneiform and nearly as long, as the precostal one. Costo-cubital region tongue-shaped, strongly

narrowed towards its base. SC and CuP strong, united with each other at the end of tegmen. R with one, two or without RS; M divided into MA and MP near the base of tegmen. CuA_1 approximated to MP, CuA_2 weak, usually divided into two branches. Between A_1, A_2 and the third (secondary?) anal vein there are intermediate veins. All longitudinal veins interconnected by dense series of cross veins. Tegmina rather smooth above, with rows of minute black dots along veins; on the under side the veins are more distinct, somewhat projecting, without dots.

Here belongs the genus *Jurina* Zal. from Tikhije Gory and from Sojana river.

Gen. *Jurina* M. Zal.

To the characters of the family we may add but a few remarks.

One may discern in the precostal area five diverging branches, which do not reach the fore edge, except the first one; cross-veins between the marginal and submarginal veins present; the sixth branch running near the costa and reaching the fore edge. MA similar to RS, MP concave and probably pale. CuA_1 approximated to MP, both directed almost quite outwards. CuA_2 diverging from the basal part of Cu, weak; CuP strong. Shape of tegmina nearly symmetrical; length varying from 7.5 to 12 mm.

Genotype — *Jurina scutulata* M. Zal., but this species is preserved not completely (precostal area is set off, anal region somewhat damaged), and therefore we give first the description of the species from Sojana.

1 (2) R simple, separate RS absent . . . . *J. reducta* n. sp.

2 (1) R with one or two branches of RS 3

3 (4) R with one branch of RS *J. marginata* n. sp.

4 (3) R with two branches of RS 5

5 (6) Distal branch of RS deriving from R at the middle of the tegmen; cross veins not very dense . . . . . *J. sojanensis* n. sp.

6 (5) Distal branch of RS deriving from R beyond the middle of the tegmen; cross veins dense . . . . . *J. scutulata* Zal.

1. *Jurina marginata* n. sp. (text-figs 1a—d)

This species is represented by numerous (38) reprints of tegmina from Letopola, Iva-Gora and Sheimo-Gora; hind wings very few in number and indistinct.

Tegmina. 2nd—5th veins in the precostal area are united at their ends with each other; submarginal vein connected by cross veins with the ends of the 2nd—5th veins and with the marginal vein. R united with MA at the distal part of the precostal area; one branch of RS, deriving from R at the end of the precostal area; MP concave: CuA_1 running near the latter CuA_2 slender and dividing into two branches;

CuP thick, though concave. Cross-veins rather dense; some of them between CuA_2 and CuP, and between R and SC are somewhat irregular and interconnected. A_1 thickened at its base and parallel to CuP, A_2 gradually approximating to it; the third anal vein running near the hind margin and with its end reaching A_2. Between the anal veins are situated the intermediate ones; the marginal stripe (behind the third anal vein) slender, membraneous, but containing dense series of cross veins. All veins brown or brownish above, but not projecting; along the longitudinal veins series of black dots or dotty pits, probably representing the traces of hairs are arranged; such dots are not lacking also on the cross-veins, but are smaller and sparser. The upper membrane of tegmina thicker, than the lower one; the structure of the latter is described below (see *J. sojanensis*).

Wings, when at rest, are arranged in a roof-shaped manner. Length of tegmina varying from 7.5 to 11 mm, but usually it is 9.5—10 mm.

Remains of thorax, abdomen and legs are rare and not very distinct (figs 1c, 1d); pronotum moderate, apparently concave above, if seen from side. Legs cursorial, the posterior almost equal to the median ones. Head oval from the side, directed somewhat downwards.

2. *Jurina sojanensis* n. sp. (text-figs 2a, 2c, 2d)

About 7 specimens of tegmina; only one reprint of body, which resembles those of the foregoing species. R forming two branches of RS, of which the proximal one derives just beyond the union of R with MA. Cross veins not so dense, as in the foregoing species; CuA_1 much approximated to MP. Length of tegmina 10.8—11 mm.

J. sojanensis forma *radialis* nov. (text-fig. 2b)

Distal branch of RS united at its base not connected with R, but with the proximal branch of RS, thus forming one two-branched radial sector; R in its base connected with both MA and SC. Length of tegmina 10.5—11 mm.

This form in other characters being quite similar to the first one, I consider it to represent but the aberration of the latter.

Structure of one tegmen (555/94) of *J. sojanensis* is very well preserved, and after removing the upper plate we may see the surface of the lower plate; it is yellow; veins are sharply defined, projecting and showing no any dots (fig. 2c). Body and legs, as in *J. marginata*

3. *Jurina reducta* n. sp. (text-figs 3a—b)

Venation of tegmina as in *J. marginata*, but RS lacking; R united at its base with MA, as usual; CuA_1 strong, running near MP; CuA_2 simple, its base being usually Y-shaped; cross veins dense. Length of tegmina 7.2—8.5 mm; their structure as in the foregoing species. Abdomen has been preserved in one specimen (fig. 3b), but the last segments are set off.

Notes on *Jurina scutulata* Zal.

Judging by the Zalessky's figures and photo, tegmina in this species are similar to those in *J. marginata* and *J. sojanensis*. R forms two branches of RS, as in the last species, but they derive from R somewhat farther from the base. Cross veins apparently more dense than in *J. sojanensis*.

Precostal area is lacking in Zalessky's figure 12, but we may presume that either it has not been preserved or mostly set off. G. Zalessky has told me, that some traces ot the precostal area in *J. scutulata* are indeed present.

In Zalessky's fig. 6 plate XII, we perceive a narrow stripe, which is evidently composed by two approximated veins, as in our specimens from the Sojana river; we may be sure that they represent MP and CuA, as in our forms of *Jurina*. Anal veins in *J. scutulata* are badly preserved, but we may presume with certainty, that their arrangement is similar to that in our specimens. Thus we may believe *Jurina scutulata* to be a species closely allied to *J. sojanensis* n. sp.

Fam. *Glosselytridae* nov. fam.

Tegmina in their shape and structure similar to those in the fam. *Jurinidae*, but the submarginal vein in the precostal area is lacking, while the precostal veins are numerous; R forming not less, than 4 branches of RS; CuA also with several branches.

GLOSSELYTRON nov. gen.

Costal area relatively broad; SC strong, its branches oblique; at its end it is continued by CuP. R composed by 5 branches, MP apparently two-branched; CuA_1 not approximated to MP; CuA_2 with several branches; anal region resembling that in *Jurinidae*.

Glosselytron multivenosum n. sp. (text-fig. 6)

Precostal region reaching the middle of tegmina, precostal veins rather numerous, diverging and reaching the fore margin without uniting with each other; submarginal vein lacking; R forming 4 branches of RS, M two-branched. All longitudinal veins parallel, cross veins between them apparently lacking.

Length of tegmina 16—19 mm.

Here belong two reprints from Letopola and one from Iva-Gora.

Anorthoneuridae **nov. fam.**

Costal margin convex, precostal area absent. SC at its end is bent somewhat backward, then disappears. M composed by two parallel branches, MA and MP. R at the base is united with MA, then forms branches of RS. CuA_1 approximated to MP, CuA_2 deriving from its base;

CuP not continued backwards. Anal region somewhat broader than in *Jurinidae*, and more membraneous.

Here belongs the gen. *Anorthoneura* n. gen. with two species from the Sojana river.

ANORTHONEURA nov. gen.

Costal margin convex, SC running almost parallel to it; R forming one or two branches of RS. Cubital area broad at end, narrowed at the base; CuP reaching the hind edge and forming no apical continuation. In the anal region, there are anteriorly two straight anal veins; its hind portion is more or less membraneous. Series of cross veins are present between longitudinal veins.

1. *Anorthoneura asymmetrica* sp. n. (text-fig. 7)

Costal edge strong, convex; SC in its end portion approximated to C. R with two branches of RS, of which the distal one, before its end, united with it again. CuA_1 running near MP; cubital region considerably dilated to its end, therefore, one may presume that CuA_2 is forked (CuA_2 not preserved) A_1 running near CuP, and behind it one more vein may be perceived.

Length of tegmen 9.5 mm. Here belongs one specimen from Letopola.

2. *Anorthoneura insignis* n. sp. (text-fig. 8)

Tegmen somewhat more elongated; R forming, apparently, but one branch of RS; CuA_1 running not very near MP and connected with it by a series of cross veins (CuA_2 not preserved); A_1 parallel to CuP; the anal region somewhat narrower, than in *A. asymmetrica* n. sp.; cross veins in the costal and subcostal areas not very dense. Length of tegmen 8 mm.—Letopola.

While *Glosselytridae* are evidently closely allied to the fam. *Jurinidae*, *Anorthoneuridae* stand farther from them; but nevertheless they must be referred to the same order, since their R, M and cubital region are structured, after a very similar plane.

Relations of *Glosselytrodea*

Elucidation of the relationships of this group is not an easy task. At first appearance its wing venation seems to resemble that in the fam. *Euthygrammidae* and *Caloneuridae*; but this is a superficial similarity, caused mainly by the presence in both groups of regular series of crossveins. In all other characters *Glosselytrodea* differ from them rather sharply. Their precostal area is usually well developed, whereas in *Caloneuridae* and *Euthygrammidae* it is absent[1]; anal region in *Glosselytrodea* is not long, while in *Caloneuridae* and, in particular in *Euthygrammidae* it is well developed and sometimes extremely elon-

[1] In *Caloneura dawsoni* Brogn. it is perhaps, not entirely lacking.

gated. R is also different in these two groups. However, the most marked difference between them is the structure of the cubital region, which is broad and well developed in *Glosselytrodea* and reduced in *Euthygrammidae* (in particular)[1]. Thus, it is clear that the evolution of the wing venation in both groups has been going in opposite directions.

Resemblance with the *Orthoptera* (including *Protorthoptera-Saltatoria*), with the *Acridiodea* in particular, is most evident and sometimes becomes even curious,— I mean here the resemblance with the tegmina o *Gomphocerus sibiricus* L.— but in this case this is the result of a process of parallel and even convergent evolution of the venation. Precostal area is more or less well developed in all *Orthoptera-Saltatoria*. However, *Glosselytrodea* did not follow the way of evolution of *Protorthoptera Orthoptera-Saltatoria*, as their legs have retained their original homonomy. *Glosselytrodea* cannot be also united with *Paraplecoptera* since the difference in the wingvenation of these groups is very distinct. All these comparisons lead us to the conclusion that the group *Glosselytrodea* has been originated from the roots of *Protorthoptera* (s. l.), that is, very early, not in the Permian, but, probably, in the Lower Carboniferous.

Hind wings of *Glosselytrodea*, unfortunately, are not preserved; they were, probably, considerably dilated in the anal portion.

---

[1] According to my new emended interpretation M in *Euthygrammidae* is composed by two long branches, MA and MP; Cu is also composed by two branches, but usually they are approximated to each other.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. А. БОРИСЯК

ОБ ОСТАТКАХ АНХИТЕРИЯ ИЗ СРЕДНЕМИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

Автор описывает несколько зубов, несомненно принадлежащих представителю рода *Anchitherium*, из чокракских (среднемиоценовых) отложений Северного Кавказа — первые достоверные остатки этой формы, найденные в пределах Союза; ранее была описана лишь неполная метаподиальная кость, провизорно отнесенная к этому роду.

Одними из наиболее интересных форм известного местонахождения среднемиоценовой фауны млекопитающих на р. Кубани у станицы Беломечетской (1) на Северном Кавказе являются представители сем. *Equidae*: первоначально здесь было собрано несколько отдельных зубов, позволивших говорить о присутствии в этой фауне *Anchitherium* (3). Последующие раскопки доставили гораздо более обильные остатки скелета, принадлежащие, повидимому, более специализированной форме того же семейства (2). Ниже дается описание остатков первой формы.

Anchitherium aurelianense Cuv.

От этой формы сохранилась часть коронки правого верхнего P^2, два почти цельных верхних же коренных зуба, правые P^4 и M^1 и один нижний левый коренной M_2, принадлежащие очень молодой особи (зубы едва затронуты истиранием).

P^2 — сохранилась лишь часть наружного гребня.

Размеры:

Общая длина наружной стенки	28 мм
Ширина задней ее лопасти	10.5 »

Парастиль (p^s) (сохранилась передняя и лабиальная стороны) в сохранившейся части представляет сильное утолщение к основанию и затем сужение у корня; очертание — по дуге круга; вершинка несет небольшую площадку истирания полулунной формы, непосредственно связанную с узкой площадкой истирания вдоль всего наружного гребня. От протокона (p^r) сохранилась его лабиальная часть, образующая переднюю лопасть наружной стенки коронки;

она несет небольшое переднее ребро, отделенное ложбинкой от парастиля, и весьма сильное заднее, являющееся передним для тритокона. Эти ребра к основанию коронки расходятся: у основания расстояние между гребнями их 16 мм, у края коронки 11 мм. На первой трети длины от переднего ребра передняя лопасть имеет вертикальное вздутие (широкое ребро), расширяющееся к основанию и заканчивающееся острием у края коронки; впереди и позади этого вздутия располагаются вдавленности, передняя слабая и задняя более глубокая (у основания коронки сечение наружной стенки протокона образует волнистую кривую). Тритокон, или задняя лопасть наружной стенки коронки, сохранился почти целиком; его наружная сторона поставлена к передней лопасти под тупым углом. Она образует слабо вогнутую поверхность с небольшим вертикальным вздутием, расположенным несколько отступя от середины, ближе к заднему краю. Переднее и заднее ребра хорошо выражены. Лингвальная сторона тритокона выпуклая, ближе к верхнему краю коронки сплющенная с боков (в сечении дает форму округленного угла).

Фиг. 1. P^2 — наружный гребень (нат. вел.)

Поверхность истирания представляет узкую полоску вдоль всего наружного гребня. Может быть отмечено слабое развитие воротничка вдоль лабиальной стороны коронки.

P^4 — цельная коронка правого зуба, прямоугольного (слегка трапецоидального, так как наружная сторона длиннее внутренней) очертания.

Размеры:

Длина коронки	26 мм
Ширина »	30 »
Высота »	17 »

Наружная стенка состоит из двух неравных лопастей (расстояние между гребнями окраинных ребер передней лопасти равно 14 мм, а задней всего 10.5 мм), расположенных под тупым углом друг к другу. Наружная сторона передней лопасти, или протокона (pr), гладкая, вогнутая, слегка седлообразная (вогнута в боковом направлении, выпукла сверху вниз); наружная сторона задней лопасти, или тритокона (tr), более плоская и несет небольшое ребро (выпуклость) ближе к заднему краю, слабо выраженное. Ребра — переднее (ps), среднее (ms) и заднее (mts), — ограничивающие лопасти с наружной стороны, сильно развиты, острые, у основания коронки сливающиеся с воротничком. Внутренние стороны лопастей в начале истирания имеют вид острого двугранного угла, который, чем ближе к основанию, тем более скругляется. Парастиль образует небольшую дополнительную (переднюю) внутреннюю складку.

Фиг. 2. P^4 (нат. вел.)

Передний поперечный гребень менее изогнут, чем задний: его узкая поверхность истирания расположена по одной прямой линии; при дальнейшем истирании, однако, средняя часть гребня ложится более горизонтально, т. е. гребень сильнее изгибается. Он явственно состоит из двух бугорков: конического (с овальным основанием, вытянутым в лабиально-лингвальном направлении) крупного деутерокона (de) и лабиально-кпереди от него лежащего среднего бугорка, протоконуля (pl), грушевидного очертания, вытянутого по длине гребня и соответственно изогнутого; в свою очередь протоконуль распадается на два бугорка (две стертых вершинки). Передний гребень не доходит до наружной стенки зуба (парастиля) на расстояние около 2 мм. Из его бугорков наибольшую высоту имеет деутерокон, но и он значительно ниже тритокона наружной стенки, тогда как протоконуль ниже его и кпереди еще более снижается.

Иную картину представляет задний поперечный гребень, уже при малом истирании S-образно изогнутый; тетартокон (te) также конический, столь же высокий, как деутерокон, но меньших размеров (имеющий меньшее основание) и на заднем лингвальном углу несет небольшой киль; как продолжение его лабиально средний плоский бугорок, метаконуль (ml), расположен менее косо, чем средний бугорок (протоконуль) переднего гребня, и менее вздут; лабиальный конец этого бугорка в виде тонкого пластинчатого гребня примыкает к наружному гребню, именно к заднему концу протокона, будучи по высоте равным последнему.

Никаких признаков наличия шпорцы и тем менее перемычки между поперечными гребнями нет.

Гипостиль (hs) имеет форму почти равностороннего треугольника и окружен стенкой эмали, которая образует еще изогнутую петлю внутри треугольника. Таким образом гипостиль состоит из двух частей: наружной стенки в виде плоского гребня и внутреннего полулуния, изогнутого под углом и в средней части массивного; между ними — замкнутая долинка.

Коронка окружена мощным воротничком, образующим крупный бугорок у входа в среднюю долинку; обогнув тетартокон, он поднимается до высоты гипостиля, сливаясь с его наружной стенкой. В промежутке между гипостилем и тритоконом коронка изломана, и потому соединение названных элементов воротничком не может быть констатировано.

M^1 — неполная коронка правого зуба; от наружного гребня сохранилась только наружная пластинка эмали, да и у той обломаны обе вершинки; остальные части коронки сохранились хорошо.

Размеры:

Длина коронки	26 мм
Ширина »	29.5 »
Высота »	?

Строение коронки в общем очень близко к описанному выше P^4; бросается в глаза менее развитой воротничок.

На лабиальной стороне наружного гребня и у задней меньшей лопасти, или метакона (me), как и у P^4, имеется небольшое среднее вздутие, несколько более, чем у P^4, приближенное к заднему краю; передняя большая и более вогнутая лопасть, или паракон (pa), гладкая. Ребра, переднее, среднее и заднее (ps, ms, mts), хорошо развиты, — все же менее, чем у P^4, — также сливаются у основания коронки с воротничком, который здесь на лабиальной стороне развит не менее, чем у P^4. Хорошо моделирована внутренняя складка парастиля, меньших, однако, размеров, чем у P^4, и несколько отогнутая более вперед. Внутренняя часть наружного гребня, как и его поверхность истирания, как сказано, не сохранилась.

Фиг. 3. M^1 (нат. вел.)

Поперечные гребни, передний и задний, на данной стадии истирания почти в одинаково малой степени изогнуты. Из них передний, выдающийся лингвально несколько более, чем задний (менее, чем у P^4), состоит из весьма крупного протокона (pr), вытянутого поперек коронки почти на половину ее ширины, с овальным основанием, без килей; с передней стороны протокона, немного отступя лабиально от его середины, к нему присоединяется протоконуль (pl) — плоский бугорок, слегка вздутый у лингвального конца (у пережима, отделяющего его от протокона); это вздутие образует небольшую шпорцу (ребро) на задней стороне переднего гребня. Протоконуль немного ниже протокона, и высота его понижается к лабиальному концу, который не соприкасается с наружным гребнем. Поверхность истирания срезает вершину протоконуля в виде очень узкой площадки, с упомянутой шпорцей, и переходит, слегка расширяясь, на протокон, до его вершины; кроме того, на заднем — лингвальном — углу протокона имеется крупная широкая пришлифованная площадка, не прорезающая эмаль. Поверхность эмали обоих бугорков морщинистая.

Задний гребень состоит из гипокона (hy) — конического бугорка, с явственным килем на заднем лингвальном углу (как te у P^4), с меньших размеров основанием, также овального очертания, но немного более высокого, чем протокон, — и метаконуля (ml) — в виде плоского гребня, примыкающего к переднему — лабиальному углу гипокона и отделенного от гипокона лишь с передней стороны небольшой вдавленностью. Лабиальный конец заднего гребня не сохранился; сохранившаяся его часть, как и у переднего гребня, понижается в лабиальном направлении. Эмаль обоих бугорков морщинистая. Поверхность истирания захватывает лишь метаконуль в виде полосы с двумя расширениями (согласно небольшой вдавленности с передней стороны посредине метаконуля), продолжающейся на гипокон в виде

узкой пришлифованной площадки, притом не на вершинке, а вдоль переднего края последнего.

Гипостиль (hs) сохранился полностью; он имеет то же строение, как у P^4, но отдельные его элементы здесь выявляются более отчетливо. Он состоит из наружной стенки, совпадающей с воротничком; последний поднимается от основания гипокона до высоты гипостиля (равной приблизительно половине высоты гипокона), затем между гипостилем и наружной стенкой опускается, чтобы снова подняться почти до высоты заднего гребня метакона; средняя поднятая часть заднего воротничка и составляет наружную стенку гипостиля. Внутреннюю его стенку образует полулунно (угловато) изогнутый гребень, стертая часть которого представляет петлю эмали, расширяющуюся лингвально. Обе стенки, наружная и полулунная, замыкают небольшую среднюю треугольную долинку.

Воротничок развит слабее, чем у P^4; по наружной стенке он развит, как у P^4, сливаясь с тремя ее ребрами; по передней и задней немного слабее: по передней он образует небольшое вздутие у основания протокона (у P^4 оно менее отчетливо); по задней входит в состав гипостиля (подробно описано выше); по лингвальной стороне отсутствует, образуя лишь небольшой бугорок у входа в среднюю долинку.

M_2 — цельная коронка правого нижнего зуба. Она представляет значительно большее истирание, чем описанные верхнечелюстные коренные зубы, и, таким образом, не может принадлежать той же особи.

Размеры:

Длина	22 мм
Ширина	15 »
Высота	10 »

Передняя лопасть крупнее задней. У передней лопасти лабиальный угол (pr^d) слегка округлен; переднее колено (ps^d) стерто только до середины коронки, и лингвальная его часть, не затронутая истиранием, представляет острый гребень, крючкообразно загибающийся против устья передней долинки. Заднее колено передней лопасти очень широкое (сильно стертое вследствие понижения на этом месте поверхности истирания), сливается поверхностью истирания с передним коленом заднего гребня, почти не обнаруживая моделированного метаконида (me^d). Задняя лопасть, как сказано, меньших размеров, имеет в той же небольшой степени скругленный лабиальный угол (hy^d), как и у передней. Переднее ее колено, с быстро суживающейся поверхностью истирания, имеет на лингвальном конце хорошо моделированный небольшой бугорок (ms^d), несколько вдающийся в заднюю долинку. «Петля» ($me^d + ms^d$) неотчетлива: лучше развита задняя ее часть, передняя же слабо моделирована; с лингвальной стороны «петля» представляет высокую плоскую, кверху суживающуюся

Фиг. 4. M_2 (нат. вел.)

стенку, с заметной вертикальной вдавленностью посредине. Заднее колено задней лопасти лингвально заканчивается крупным бугорком (en_{-}^{d}), округлая поверхность истирания которого имеет довольно крупную заднюю дополнительную лопасть (hl_{-}^{d}) в толще высоко здесь приподнятого (по лингвальной части задней стенки коронки) воротничка. Передняя долинка широкая, желобчатая, имеет изгибающуюся ось (выпуклостью вперед) с устьем, направленным назад; оно отодвинуто загнутым назад лингвальным концом переднего колена передней лопасти; дно этой долинки, широкое и плоское в вершине, к устью делается узким и глубоким. Задняя долинка треугольная (трехлопастная), ее главная ложбинка (от лабиального угла) сходится с ложбинами, моделирующими лингвальные передний (ms_{-}^{d}) и задний (en_{-}^{d}) бугорки, и все вместе они входят в ложбинку нижней части долинки, так же, как у передней, направленной назад. Наружная долинка глубокая, с узким дном.

Воротничок хорошо развит на наружной (лабиальной) стороне, где он несколько поднимается на лабиальных углах лопастей. На передней и задней сторонах он, в лингвальной их части, внезапно поднимается до уровня верхнего края коронки; в особенности сильно он развит на задней стороне, где принимает участие в строении упомянутой дополнительной лопасти (hl_{-}^{d}). На лингвальную (внутреннюю) сторону он переходит с переднего края ее, сливаясь здесь с тяжом переднего колена передней лопасти; с заднего конца коронки он не переходит на лингвальную сторону (круто спускается вниз). На лингвальной стороне воротничок вообще отсутствует, не образует он и бугорков у входа в долинки; следы его имеются лишь в нижней части лингвальной стенки «петли».

Анхитерий рассматривается в настоящее время как форма, свойственная исключительно Старому Свету. Здесь она имела распространение в течение среднего миоцена. Наибольший материал принадлежит Западной Европе, где анхитерий является часто встречающимся ископаемым; из Азии известны отдельные зубы; в пределах СССР описываемые остатки являются второй находкой: впервые остатки анхитерия были описаны М. В. Павловой в 1896 г. ([16]).

Западно-европейские представители из различных мест имеют различные размеры и обнаруживают некоторые другие различия в строении, тем не менее их относят обычно к одному виду. Перечисление местонахождений Европы и их стратиграфические соотношения приводят Depéret ([7]), Mayet ([13]) и др. Mayet делает попытку таксономического подразделения европейских анхитериев.

Европейский вид *Anchitherium aurelianense* был установлен Кювье на форме из известняков Montabuzard ([6]). Ее зубной аппарат изображен у Кювье и у Майе ([13]) и представляет несколько меньшие размеры, чем описываемые зубы. Для формы из орлеанских песков, которые являются более молодыми слоями по сравнению с изве-

стняками Монтабюзар, имеется краткая характеристика Stehlin'a ([20]): он называет эту форму разновидностью (variété), которая, повидимому, всегда несколько меньше формы из Sansan, Steinheim, Grive St Alban. Stehlin приводит размеры: $M_3 - P_3 = 0.1155$ м, $M_3 - M_1 = 0.054 - 0.055$, $P^2 - P^3 = 0.038$м. «В строении зубов, — говорит он, — я не заметил ничего существенного; ложнокоренные уже также dispar (pro?) portionnées по отношению к коренным, пятка последнего нижнего коренного так же редуцирована, как и у особей из среднего миоцена. К сожалению, имеется мало материалов по строению конечностей». Майе также отмечает, что из орлеанских песков имеются представители более мелких анхитериев, у которых длина $P^2 - P^4 = 57$ мм и $M^1 - M^3 = 46$ мм[1]. Другие представители этой формы из орлеанского разреза дают следующие колебания размеров:

Образец из Chilleurs aux Bois (Mayet, l. c., pl. IV, fig. 2) представляет удлиненные $P^2 = 23 \times 20$ мм и $P^3 = 20 \times 22$ мм, очень слабо стертые; описания нет. Видимо, шпорцы на заднем гребне у этих зубов нет; передний гребень далеко не доходит до наружного гребня; его средний бугорок крупный и вздутый лингвально, как у описываемого; характер главных лингвальных бугорков неясен (плохое изображение), как и наружных ребер.

Два образца из Neuvilles aux Bois (Mayet, l. c., pl. IV, fig. 3 — 4) характеризуются очень небольшими размерами зубов (в полтора раза меньше наших: $P^4 = 18 \times 21.5$ мм, $M^1 = 17 \times 20$ мм) и общей длиной $P^2 - P^4 = 56$ мм. Нет никаких признаков шпорцы на заднем гребне, передний промежуточный бугорок (протоконуль) вздувается на лингвальном конце. Размеры гипостиля уменьшаются по направлению вперед; наиболее он развит у M^1. У описываемой формы он одинаково развит у P^4 и M^1. Форма лингвальных бугорков вытянутая по ширине зуба, и воротничок, как у описываемых зубов.

Наконец, один из трех коренных, сохранившихся на образце из Монтабюзара, имеет размеры 20×20 мм.

Что касается нижнекоренных, то у Майе приводятся два образца, из которых второй изображен на его табл. IV, фиг. 1, а первый в тексте (фиг. 45) лишь в боковом виде. Больше по рисунку на табл. IV, чем по описанию, очень краткому, можно отметить следующие отличия этих зубов от описываемой формы: наружные углы ($pr^d_=$ и $hy^d_=$) более округленные (у описываемой формы они острее), и задний внутренний бугорок передней лопасти ($me^d_=$) более моделирован. Размеры лишь немногим меньше.

Из фаленей (Mayet l. c., p. 282, le Blesois) описывается более крупная раса — гельветическая мутация; изображен один нижний коренной и то весьма схематически (размеры по рисунку 30×20 мм,

[1] Рисунок 44 Майе на стр. 121 нужно толковать в обратном направлении, чем делает автор, т. е. правый зуб на рисунке есть — P^2, а не M^3; это показывает и парастиль (см. форму наружной стенки) и относительные размеры зубов.

т. е. форма, еще более крупная, чем наша); можно даже сомневаться, анхитерий ли это (на стр. 119 указывается, что Faluns de la Touraine более молодые осадки, чем орлеанские пески).

Форма из Georgensmünd'a, относимая к более высоким слоям (виндобонским или, более точно, гельветическим[1]), описана была H. v. Meyer'ом ([14]). Форма эта характеризуется небольшими размерами. Наиболее подробно описаны нижние зубы, для которых особенно характерно сильное развитие лингвальных бугорков, образующих среднюю и заднюю «петли», почти замыкающие устья долинок, причем форма этих бугорков удлиненная, вытянутая по оси коронки; лабиальные углы лопастей менее заострены, чем у кавказской формы. Менее детальный материал имеется по верхним зубам, которые, кроме небольших размеров, характеризуются отсутствием шпорец, как и описываемые.

Небольшой материал из Георгенсмюнда берлинского Museum für Naturkunde подтверждает небольшие размеры этой формы (например, образец № 369, 1845 г., повидимому M^1, имеет размеры 16 × 19.5 мм). Берлинский материал интересен наличием совершенно нестертых зубов, позволяющих еще лучше, чем описываемые, изучить взаимоотношения отдельных бугорков коронки. Так, в то время как бугорки заднего гребня верхних коренных зубов слились во вполне дифференцированный поперечный гребень, присоединившийся к наружному гребню, бугорки переднего гребня, при полной неистертости, совершенно разделены. На одном из зубов из Георгенсмюнда можно хорошо наблюдать крупный протокон с почти круглым, лишь слегка овальным, основанием, с почти центральной вершинкой, от которой идут два киля (один по направлению поперечного гребня, к паракону, и второй по направлению назад), отделяющие внутреннюю (лабиальную) более плоскую часть конуса; повидимому, позднее, по мере истирания, кили исчезают, и протокон принимает яйцевидную форму. Протоконуль вытянут по линии будущего гребня, но расширяется лингвально и несет вершинку близ лингвального конца. У данного зуба между этими бугорками втискивается внутренний конец (ребро) паракона, который у описываемого кавказского зуба отодвинут лабиально и прикасается лишь к лабиальной части протоконуля.

Небольшие размеры и столь примитивное строение переднего гребня отнюдь не позволяют рассматривать георгенсмюндскую расу как более дифференцированную форму по сравнению с орлеанской, как это на первый взгляд побуждало бы делать строение нижних коренных.

В Мюнхене имеется также материал из Георгенсмюнда (№ 1903.V. 2.d), подтверждающий характеристику, данную по берлинскому материалу. Размеры $P^4 = 21 \times 23$ мм и $M^1 = 20.5 \times 22.25$ мм.

---

[1] Депере приравнивает по возрасту к сансанским слоям, которые, по Огу, относятся к гельветическому ярусу.

Следующая форма — из тортонских (по Огу) глин de la Grive St Alban (7). Отсюда описана крупная форма ($P^2 - P^4 = 68$ мм, $M^1 - M^2 = 55$ мм, $P^1 - P^4 = 80$ мм; нижние $P_2 - P_4 = 65$ мм, $M_1 - M_3 = 62$ мм). Описание поверхностное, не дает деталей. Непосредственное сравнение с рисунком говорит об очень большой близости строения этих зубов к описываемым зубам; степень истирания лишь чуточку большая. Повидимому, наружные (лабиальные) ребра также заострены; может быть, иначе стоит гипокон (тетартокон): у описываемого зуба менее косо, поэтому задний гребень слегка более изогнут. Затем, у ронской формы менее развит воротничок (у P). Размеры все же слегка меньше наших (24×27 при 26.5×29). Главным отличием является наличие у ронской формы небольшой шпорцы на передней стороне заднего гребня коренных (у ложнокоренных ее нет). Возможно, что у описываемых зубов передняя и задняя лопасти наружного гребня более неравны. Нижние коренные изображены в ракурсе; возможно, этим объясняется меньшая заостренность лабиальных углов. В остальном они также близки, если не тождественны описываемым (насколько можно это говорить при недостаточно отчетливом рисунке).

Форма из Sansan (по Ory — hélvétien) описана была Ковалевским, а позднее Filhol'ем (9). Непосредственное сравнение наших экземпляров с оригиналом Ковалевского в Парижском музее (1873 — 434) показало, что P^4 имеет 25 мм ширины [1] (у описываемого 30 мм) и 21.5 длины по наружной стенке (у описываемого 25). В остальных признаках зубы сходны, насколько можно судить при большей стертости сансанского образца. Обращает на себя внимание заостренная форма наружных ребер наших зубов, тогда как у парижского образца они более скруглены, что может быть отнесено за счет большей истертости этих зубов.

Что касается нашего нижнего коренного зуба, то по своим размерам он немногим больше соответствующего зуба из сансанского местонахождения (22 мм против 20 мм). Форма полулуний тождественна [2].

В статье Фильоля описанию зубов не уделяется много внимания, так как они считаются достаточно известными. Из его рассуждения о строении зубов наиболее интересно замечание, что многочисленный материал по анхитерию из Сансана представляет замечательное постоянство — не наблюдается никаких тенденций к изменению структуры зубов. Единственно, что автор считает возможным отметить и что, по его мнению, имеет мало значения — это наличие или отсутствие бугорка в устье средней долинки, иногда наблюдающегося у всех зубов, иногда только у части их (на рисунке —

[1] Эти размеры не совпадают с размерами рисунка Ковалевского, очевидно, сделанного не совсем точно.

[2] К сожалению, вследствие неточности рисунка Ковалевского (см. предыдущее примечание) не могут быть даны размеры зубного ряда: на рисунке длина $P^2 - P^4 = 64$ мм, $M^1 - M^3 = 55$ мм.

у всех P и у M^3). Размеров зубов не дано. Непосредственное сравнение рисунка автора с описываемыми зубами дает следующее: зубы меньших размеров, менее вытянутые в ширину (более квадратной формы), с хорошо развитым гипостилем, без следов шпорцы, с сильным воротничком на всех зубах. Наружные лопасти равны. Ребра достаточно острые, как у описываемых. Из нижних зубов большое сходство с описываемыми представляет M_2, изображенный на его табл. XV, фиг. 4, но у него лабиальные углы не столь заострены.

В Берлинском музее имеется два зуба из Сансана (M^1, M^2 — 17 — 368, 1906, левые). Из них передний имеет размеры 20×22.5, т. е. меньше нашего, наружные ребра менее остры, лопасти наружного гребня равны (по 10 мм), тогда как у описываемого M^1 они не равны и заднее расположено более косо по отношению к переднему. Второй зуб еще меньше (16.5×19.5), с неравными лопастями наружной стенки (9.25 и 7. 75), с очень скошенным всем наружным гребнем по отношению к внутреннему краю. Другие особенности: поперечные гребни изогнуты, как у описываемых, но представляют меньшую моделировку отдельных бугорков (большее истирание). Передний гребень также не доходит до наружного гребня, с которым его соединяет воротничок, здесь более высоко поднятый, чем у описываемых (от большей степени истирания воротничок не образует выемки между передним гребнем и наружным); форма обоих бугорков та же, что у описываемого. Задний гребень соединяется с наружным гребнем с помощью crista (на описываемых это неясно); форма обоих бугорков заднего гребня та же. Гипостиль крупный и построен сложнее, чем у описываемых: внутренняя часть как бы слита из двух бугорков, из которых передний у второго, менее стертого зуба раздвоен (в виде вилочки). Задний гребень у обоих зубов немного короче переднего; у входа в долинку воротничок образует бугорок, у второго зуба более крупный.

Из Eibiswald'a (слои, одновременные Sansan) фауна описана Peters'ом ([17]). Изображенный коренной зуб (P^4) — небольшой, квадратный, без шпорцы, не затронут истиранием; рисунок вызывает сомнения в точности изображения и потому не заслуживают внимания некоторые его особенности (например, передний гребень доходит до наружного гребня), возможно, являющиеся результатом фантазии художника.

Из Steinheim'a (Würtemberg) ([10]) имеется образец в Мюнхенском музее: № 1897, XIII, 4a. Он состоит из следующих зубов: P^3 (21×24.25 мм), P^4 (20.5×25), M^1 (22×24) и M^2 (20×23.5) меньших размеров по сравнению с описываемыми и более широких (относительно). Другими отличиями являются: равная ширина наружных лопастей, ребра наружного гребня менее заострены, но более выдающиеся; поперечные гребни выработаны в той же степени, как у описываемых; между прочим, понижение лабиального конца заднего гребня увеличивается от середины зубного ряда к его концам, переднему (P^2) и заднему (M^3). Средний бугорок переднего гребня моделирован

(pl) так же, как у наших зубов (можно отметить для штейнгеймского ряда, что моделировка его уменьшается в направлении назад к M^3, у которого, таким образом, передний гребень наиболее выработан); средний бугорок заднего гребня (ml) более моделирован у штейнгеймской формы, чем у описываемых зубов, и более вздут (в особенности в передней части, где он более выполняет среднюю долинку). Внутренние бугорки (pr+hy, de+te) имеют такие же соотношения, как у описываемых, но менее вытянуты по ширине зуба (может быть, в связи с меньшей шириной зуба). Гипостиль также развит. Можно отметить еще меньшее развитие воротничка у штейнгеймской формы и бугорка у входа в среднюю долинку.

Испанская форма упоминается Депере ([8]) и описана Hernandez Pacheco E. и Dantin ([11]) в издании, которое в наших библиотеках отсутствует. Из наиболее молодых среднемиоценовых слоев Западной Европы, именно из сарматских отложений (верхние пресноводные молласы), Schlosser ([18]) упоминает наличие остатков *Anchitherium aurelianense* без описания их и изображения.

Из внеевропейских стран мы имеем описание китайского анхитерия у того же Schlosser'a ([19]). Эта форма американскими авторами (Osborn, Romer) была отнесена к роду *Hypohippus*. Другой экземпляр формы, которая относится если не к анхитерию, то к близкому роду, описана O. Zdansky ([21]); этот экземпляр представляет обломок черепа с молочными зубами, которые отличаются от европейских представителей анхитерия крупными размерами ($D^2 - D^4 = 82.3$ мм), отсутствием складки на параконе, менее развитым crochet (только на D^2) и пр. Этот образец найден, по свидетельству Zdansky, совместно с гиппарионом.

В более древних слоях Монголии (сарматских или более ранних) был найден также обломок верхней челюсти и нижние челюсти анхитерия ([15]). Интересно, что он здесь найден совместно с *Platybelodon Grangeri*, так же, как описываемая форма найдена вместе с *Plat. danovi*. Монгольская форма не описана, отнесена лишь к роду *Anchitherium*.

Приведенная характеристика европейских материалов, главным образом на основании литературных данных и лишь в незначительной степени по случайным личным наблюдениям, говорит лишь о необходимости — ее признает также H. Klähn ([12]) — тщательной их переработки, которая только и может установить размеры и значение наблюдаемых колебаний величины и некоторых морфологических особенностей.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Борисяк А., О Platybelodon danovi, новом мастодонте из чокракских отложений Кубанской области, Ежегодник Русского палеонтол. общ., т. VII, 105—120, 1 тб., 1928.

[2] Борисяк А., О *Paranchitherium Karpinskii*, Изв. АН, серия геологич., № 4, стр. 789, 1937 [1].
[3] Borissiak A., On a new Direction in the adaptive radiation of Mastodonts, Palaeobiologica, Bd. 2, Lief. 1—3, S. 19—33, 1929.
[4] Bul. Soc. Géol. France (4), VII, p. 526, 1907.
[5] Bull. Soc. Géol. France (4) VIII, 18, 1908.
[6] Cuvier G., Ossements fossiles etc., v. 3, p. 254, pl. LXVII, fig. 2—16.
[7] Depéret Ch., Vertebrés miocènes de la vallée du Rhône, Arch. M. H. N. Lyon IV, p. 213, pl. XXV, 1887.
[8] Depéret Ch., Sur les bassins tertiaires de la Meseta espagnole, Bull. Soc. Géol. France (4), VIII, p. 18, 1908.
[9] Filhol H., Etudes sur les Mammifères de Sansan, Ann. Sc. Géolog., XXI, 1891.
[10] Fraas O., Fauna von Steinheim, 1870 [2].
[11] Hernandes—Pacheco, E. u Dantin Geologia y Paleontologia del Mioceno de Palencia, Inst. Nat. Cienc. Fis. Nat., Com. Invest. Paleont. y Prehist., Mem. 5, 1915.
[12] Klähn H., Die Säuger des badischen Miozäns, Palaeontographica, Bd. LXVI, 1925.
[13] May et L., Etudes sur les Mammifères miocènes etc., Ann. Univ. Lyon, I, 1908.
[14] Meyer H. v., Die fossilen Zähne u. Knochen von Georgensmünd, 1834.
[15] Osborn a. Granger, Amer. Mus. Nov., № 537 и Pilgrim, Amer. Mus. Nov., № 716.
[16] Павлова М. В., Bull. Soc. Nat. Moscou, 2, 1896.
[17] Peters, Zur Kenntniss der Wirbeltieren aus den Miocänschichten von Eibiswald Denkschr. Wiener Ak. XXX, S. 48—49, T. III, Fig. 6—7, 1870.
[18] Schlosser M., Über einige Säugetierfaunen aus dem Miozän, Neues Jahrb. für Min. Beilageband, XIX, S. 487, 1904.
[19] Schlosser M., Die fossilen Säugetiere Chinas, Abh. Bayer. Akad. Wiss., XXII, 1903.
[20] Stehlin H. G., Notices paléomammologiques, Bull. Soc. Géol. Fr. (4), VII, p. 526, 1907.
[21] Zdansky O., Equus u. andere Perissodactyla Ac., Pal. sinica (c) VI Fasc. 5, p. 17, T. I, Fig. 4 u. T. II, Fig. I, 1935.

A. BORISSIAK. ON THE REMAINS OF *ANCHITHERIUM* FROM THE MIDDLE-MIOCENE OF NORTH CAUCASUS

SUMMARY

From the Tchokrakbeds (Middle-Miocene) near Belometchetenskaja (North Caucasus), where remains of *Platybelodon danovi* and *Rhinoceros caucasicum* have been found, the author describes P^2, P^4, M^1 and M_2, which no doubt belong to the large-sized race of *Anchitherium aurelianense* Cuv. The author gives a detailed summary of data concerning this form, based on literature and partly on personal observations, and arrives to the conclusion that it is necessary to revise thoroughly all the materials on *Anchitherium* collected in Europe and Asia, in order to interpret the observed variations in size, as well as some morphological peculiarities.

[1] В этой статье необходимо исправить: стр. 789, стрк. 34 сн. вместо Raranchitherium следует Paranchitherium; стрк. 1 сн. вместо орбита следует орбиты; стр. 790, стрк. 3 св. после слова вырез надо читать: форма и размеры носовых костей иные; 15 сн. после слова конусов вставить: и увеличение конулей; 14 сн. вместо M^2 следует M^3; 1 сн. вм. O. A. Bel надо O. Abel; 792, 18 стрк. сн. вместо cun^2 надо cun^1; 12 сн. после слова представляет вставить и; 793, 20 сн. вместо чокрохских надо чокракских; 17 сн. вместо Bel O. A. надо Abel O.; 12 сн. вместо Pliocene надо Miocene; 8 сн. вместо magnium надо magnum; 5 сн. вместо Pliocene надо Miocene.

[2] Эта работа не была просмотрена.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Д. М. ФЕДОТОВ

ПЕЛЕЦИПОДЫ ИЗ УГЛЕНОСНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ПРЕИМУЩЕСТВЕННО ПРОМЫШЛЕННЫХ РАЙОНОВ КУЗНЕЦКОГО БАССЕЙНА

(*Представлено академиком* А. А. Борисяком)

Приводятся результаты обработки пластинчатожаберных моллюсков из угленосных отложений северной и южной частей Кузнецкого бассейна, преимущественно промышленных районов. Дается краткое описание с иллюстрациями 26 форм, среди которых 1 новый род и 3 новых вида, из алыкаевской, ишановской и кемеровской толщ балахонской свиты, кузнецкой подсвиты безугольной свиты и из ильинской и ерунаковской подсвит кольчугинской свиты. Дается геологическое распространение этих моллюсков в угленосных отложениях, палеонтологические обоснования для подразделений стратиграфической схемы Кузнецкого бассейна и высказывается мнение о возрасте этих отложений.

В этой работе приводятся результаты обработки пелеципод из кернов, полученных от Научно-исследовательского угольного института Кузбассугля, из промышленных районов Кузбасса, а также из сборов В. И. Яворского, М. Ф. Нейбург, В. И. Скок и других лиц.

Несмотря на новые работы (Федотов, Рагозин), пелециподы из угленосных отложений Кузбасса изучены еще недостаточно. Между тем они составляют главную массу фауны этих отложений и потому представляют очень большой стратиграфический интерес. Своеобразие этой фауны и ее эволюция, требующие дальнейших исследований, представляют также значительный теоретический интерес. Работа дает дополнительные палеонтологические характеристики разных стратиграфических подразделений Кузбасса и возможности их дальнейших сопоставлений. Материал в ней расположен в порядке геологического распространения пелеципод, причем принята та стратиграфическая схема Кузбасса, что и в моей прежней работе (1937), а именно, балахонская свита принимается от базальтового конгломерата, ее продуктивная часть делится на мазуровскую, алыкаевскую, промежуточную, ишановскую и кемеровскую толщи, безугольная свита — на кузнецкую и красноярскую подсвиты и кольчугинская — на ильинскую и ерунаковскую подсвиты. К сожалению, не было материалов из мазуровской и промежуточной толщ и красноярской подсвиты.

Балахонская свита

Алыкаевская толща. Сюда отнесены пелециподы из местонахождений как несомненно принадлежащие этой толще, так и некоторые такие, точное стратиграфическое положение которых не было выяснено. Например, ряд кернов из Анжеро-Судженского района, образцы с речки Кайгур Барзасской геолого-разведочной партии 1934 г. и некоторые другие. Однако в этих случаях речь идет лишь о верхней границе алыкаевской толщи или нижней границе промежуточной.

POSIDONIELLA HIND.

Posidoniella kumpani Fedotov

1937. *Posidoniella kumpani* Fedotov. Федотов. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, стр. 19—20, табл. I, фиг. 15—17, табл. II, фиг. 1.

Три экземпляра неважной сохранности *Posidoniella kumpani* Fedotov из алыкаевской толщи балахонской свиты.

Местонахождение. 1 экз., правый берег р. Томи, Кемеровский район, планшет 17-В, западная граница планшета, песчаные сланцы, алыкаевская толща (С. В. Кумпан, 1928, № 129). 2 экз., левый берег речки Барановки, в 1 км выше устья речки Березовки, планшет 16-Б; песчаные сланцы (С. В. Кумпан, 1928, № 136), верхи мазуровской или низы алыкаевской толщи (по В. Д. Фомичеву — алыкаевская толща).

POSIDONOMYA BRONN.

Posidonomya magniforma (Ragozin)

1935. *Mrassiella magniforma* Ragozin. Рагозин. Пелециподы балахонской свиты Кузбасса, стр. 55—57, табл. I, фиг. 1.

1937. *Posidonomya magniforma* (Ragozin). Федотов. Пластинчажаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, стр. 18—19, табл. I, фиг. 8—13.

2 неполных экземпляра *Posidonomya magniforma* (Ragozin) были найдены в алыкаевской толще. Описание этого вида было дано мной раньше (1937), подчеркну лишь, что, на мой взгляд, Рагозин (1935) при описании отнес к этому виду разные образцы. Вряд ли форма на его фиг. 2 принадлежит тому же виду, что и фиг. 1.

Местонахождение. 2 экз., правый берег речки Чесноковки, выше села Верхо-Томского, отвалы шахты VI, песчаные сланцы алыкаевской толщи (М. Ф. Нейбург, 1929).

MRASSIELLA RAGOZIN

Mrassiella oblonga Ragozin
(Табл. I, фиг. 1—7) [1]

1935. *Mrassiella oblonga* Ragozin. Рагозин. Пелециподы балахонской свиты Кузбасса, стр. 59—60, табл. I, фиг. 7—9.

[1] Табл. I—VI приведены на вклейках в конце статьи; там же даны и пояснения к ним.

Раковина небольшая, умеренно выпуклая, в форме удлиненного разностороннего, тупоугольного треугольника, основание которого образовано нижним, слабо выпуклым краем, а тупоугольная вершина — замочным и задним краями. Передняя часть небольшая, плавно переходит в нижний край. Макушки выражены хорошо, значительно наклонены вперед, расположены близко от переднего конца раковины, заметно выступают благодаря вдавленности, находящейся под ними у переднего верхнего края. Замочный край прямой, значительно короче половины длины раковины, порой равен одной трети ее, приподнят кверху к заднему краю, с которым образует тупой угол. Задняя часть раковины длинная, задний край не сильно, но заметно выпуклый. Нижний край раковины слабо выпуклый; переходя в задний край, он закругляется, благодаря чему контуры нижне-заднего угла раковины округлые. Наибольшая выпуклость в общем сравнительно плоской раковины приходится по диагонали, по обе стороны которой, в особенности же к верхнему краю, раковина уплощается. Поверхность покрыта очень тонкими, но отчетливыми и частыми концентрическими линиями и более редкими годичными кольцами, а также частой, отчетливой радиальной струйчатостью. Последняя видна на внешней и внутренней сторонах отпечатков.

Размеры:

Длина	10.5	11.5	16	17.8	18	20	22 мм
Высота у переднего конца замочного края	4.5	8	6.5	6	9	—	7.5 »
Высота у заднего конца замочного края	6	7	9	9.5	12	14	13 »
Длина замочного края . .	—	4.5	6	6.6	7.5	10	10 »

У меня было значительное количество ядер с частями створок и отпечатков *Mrassiella oblonga* Ragozin, отвечающих описанию Рагозина (1935). Отмечу лишь, что у моих образцов диагональный киль настолько сглажен, что является скорее лишь выпуклостью раковины по диагонали, чем килем. Кроме того, размеры моих образцов (до 22 мм) больше образцов Рагозина (до 15 мм).

Этот вид распространен в алыкаевской толще как северной, (Федотов), так и южной части Кузбасса (улус Чульджан, «балахонская свита» проф. Хахлова, Рагозин).

Местонахождение. 10 экз., речка Бируля, планшет 45—5-В, канава 8, алыкаевская (?) толща (Барзасская геолого-разведочная партия, 1934 г., Финкельштейн, № 11). 9 экз., речка Кайгур, планшет 45—5-В (Барзасская геолого-разведочная партия, 1934 г., Финкельштейн, № К-5). 3 экз., правый берег речки Чесноковки, выше села Верхо-Томского, отвалы шахты VI, песчаные сланцы, алыкаевская толща (М. Ф. Нейбург, 1929). 9 экз., левый берег р. Томи, сейчас же выше устья речки Солдатки, выше города

Кузнецка (М. Ф. Нейбург, 1929). 2 экз., русло речки Северной Уньги, выше 1-го лога с речкой, выше дер. Черемычкиной, песчаные сланцы алыкаевской толщи (М. Ф. Нейбург, 1929). 1 экз., подземная скважина 13, горизонт 130.10—140.11 м (Анжеро-Судженское рудоуправление, 1934, № 19а), по мнению М. Ф. Нейбург — алыкаевско-промежуточная толща. 1 экз., подземная скважина 13, горизонт 129.61—130.10 м (Анжеро-Судженское рудоуправление, 1934, № 18).

ANTHRACOMYA SALTER

Anthracomya neuburgi Fedotov

(Табл. I, фиг. 8)

1937. *Anthracomya neuburgi* Fedotov. Федотов. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, стр. 23—24, табл. II, фиг. 6—8.

У меня было ядро неполной правой створки и его отпечаток, чего было, однако, достаточно для признания в них *Anthracomya neuburgi* Fedotov. Этот вид распространен в алыкаевской толще, сейчас обнаружен значительно севернее (поселок Курганский), чем раньше (речка Чесноковка, Федотов, 1937).

Местонахождение. 2 экз., поселок Курганский, 1-е искривление скважины 12, глубина 63.04—63.72 м, алыкаевская толща (Н. М. Белянин, № 27).

Anthracomya (?) *balakchonskiensis* (Ragozin)

(Табл. I, фиг. 9)

Parallelodon balakchonskiensis. Рагозин. Пластинчатожаберные из угленосных отложений южной части Кузнецкого бассейна, стр. 7, табл. I, фиг. 2.

1937. *Parallelodon* (?) *balakchonskiensis* Ragozin. Федотов. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, стр. 14—15, табл. I, фиг. 1—3.

У меня было несколько экземпляров этого вида, которые позволяют дополнить мое описание (1937). Раковина выпуклая, передняя часть ее сжата, задний край оттянут кверху и сильно сжат, прямой замочный край без намеков на ареа. Отсутствие характерной для рода *Parallelodon* ареа связки, изборожденной параллельными полосками, и общая внешняя морфология позволяют отнести эту форму к роду *Anthracomya* Salter. Этот вид по общему габитусу напоминает пермских представителей *Anthracomya*, именно *A. dubia* Amalitzky из пермских песчаников города Горького. Однако для окончательного признания рода необходимо знать строение замочного аппарата, который пока остается неизвестным.

Сравнительно с прежними данными (Федотов, 1937) *Anthracomya balakchonskiensis* (Ragozin) теперь найдена в более южных частях

Кузбасса. Этот вид распространен в алыкаевской толще как северной (Федотов), так и южной (Рагозин, 1931) частей бассейна.

Местонахождение. 1 экз., речка Бируля, планшет 45—5-В, канава 8, алыкаевская (?) толща (Барзасская геолого-разведочная партия, 1934 г., М. Финкельштейн, № 11). 15 экз., оттуда же, канава 7, обр. № 9. 1 экз., речка Кайгур, планшет 45—5-В (Барзасская геолого-разведочная партия, 1934 г., М. Финкельштейн, № К-2). 1 экз., левый берег речки Барановки, в 1 км выше устья речки Березовки, песчаные сланцы (С. В. Кумпан, 1928), алыкаевская толща — по В. Д. Фомичеву.

ANTHRACONAUTA PRUVOST

Anthraconauta flagitiosa (Ragozin)

(Табл. I, фиг. 10—12)

1931. *Anthracomya laevis* var. *sibirica* Ragozin. Рагозин. Пластинчатожаберные из угленосных отложений южной части Кузнецкого бассейна, стр. 8, табл. IV, фиг. 1а.

1935. *Procopievskia flagitiosa*. Рагозин. Пелециподы балахонской свиты Кузбасса, стр. 64—65, табл. III, фиг. 19, 20.

Раковина небольшая, очень слабо выпуклая, ромбоидальная, косо-овальная, короткая и высокая, ее длина примерно на одну треть больше высоты. Передняя часть небольшая и невысокая. Макушки, повидимому, выражены незначительно. Замочный край прямой, длинный, не менее половины длины раковины, приподнят кверху, образует тупой угол с верхним концом заднего края. Задний край, благодаря значительной высоте раковины, длинный, выпрямлен у верхнего заднего тупого угла, округло и плавно переходит в нижний край, отчего задний нижний угол раковины округлен. Нижний край сравнительно прямой, закругляется на заднем и переднем концах раковины. Раковина вытянута по диагонали, образующей заметный угол с горизонтальной длинной осью. Поверхность с годовыми кольцами и частыми мелкими концентрическими линиями, порой с радиальной морщинистостью.

Размеры:

Длина	16	20 мм
Высота	11.3	14 »
Длина замочного края	9—9.5	10 »

Косо-овальная, ромбоидальная форма раковины, вытянутой по диагонали, прямой, поднимающейся кверху, замочный край и ряд других признаков заставляют отнести *Procopievskia flagitiosa* Ragozin к роду *Anthraconauta* Pruvost. К сожалению, строение замка у обоих родов пока неизвестно.

Следует отметить, что, по мнению Верли (Wehrli, 1932, стр. 173—174), род *Anthraconauta* установлен Пруво неправильно и что *Anthraconauta phillipsi* Williamson в действительности относится к роду

Naiadites Dawson. Я сохраняю род *Anthraconauta* и применяю его к формам, у которых раковина ромбоидальная, косо-овальная, с наибольшей длиной по диагонали, а не по горизонтальной оси, с прямым, поднимающимся у заднего конца раковины кверху замочным краем и рядом других признаков, более подробно приведенных в моей предыдущей работе. Систематически *Anthraconauta* в моем понимании близок к роду *Anthracomya* Salter и филогенетически, вероятно, произошел от последнего.

Могу отметить, что среди образцов *Anthraconauta flagitiosa* у меня попадались экземпляры с более прямо срезанным задним концом, напоминавшие по облику раковины *Mrassiella oblonga* Ragozin (см. выше стр. 2—3, табл. I, фиг. 1—7). С другой стороны, среди образцов *Anthraconauta flagitiosa* (Ragozin) из углисто-глинистых сланцев с речки Бирули были створки с более резкой концентрической и радиальной скульптурой, подобно створкам *Mrassiella oblonga* Ragozin. Наконец, один экземпляр *Anthraconauta flagitiosa* (Ragozin) (табл. I, фиг. 11) был найден вместе с многочисленными образцами *Mrassiella oblonga* Ragozin в песчаных сланцах выше города Кузнецка. По этим причинам желательна ревизия обоих видов. *Anthraconauta flagitiosa* Ragozin встречается в алыкаевской толще как северной (мои данные), так и южной частей Кузбасса (Рагозин, 1935, р. Мараcу и улус Чульджан, «балахонская свита» проф. Хахлова).

Местонахождение. 20 экз., речка Бируля, планшет 45—5-В, углисто-глинистые сланцы, алыкаевская (?) толща (Барзасская геолого-разведочная партия, 1934 г., М. Финкельштейн). 1 экз., левый берег р. Томи, выше города Кузнецка, песчаные сланцы сейчас же выше устья речки Солдатки, алыкаевская толща (М. Ф. Нейбург, 1929).

Anthraconauta cf. *minuta* (Ragozin)

(Табл. I, фиг. 13, 14)

1935. *Procopievskia minuta*. Рагозин. Пелециподы балахонской свиты Кузбасса, стр. 65—66, табл. III, фиг. 21, 23.

Раковина средних размеров, плоская, трапецоидальная, косо-овальная, незначительно удлиненная по диагонали, высокая. Макушки, видимо, выражены слабо. Замочный край прямой, кажется, не более половины длины раковины. Передняя часть небольшая и округленная, задний край почти прямой, задний нижний угол округлен. Поверхность раковины лишь с концентрическими, тонкими, частыми и отчетливыми линиями. Размеры неполных экземпляров — 21.5 мм длина, 20 мм высота.

У меня было 10 экз. этого вида, неважная сохранность которых заставляет ради осторожности приводить видовое определение со знаком cf. Общий характер трапецоидальной, косо-овальной, удлиненной до диагонали раковины говорит за принадлежность *Procopievskia minuta* Ragozin к роду *Anthraconauta* Pruvost.

Этот вид, по моим данным, распространен в алыкаевской (?) толще в северной части Кузбасса, по данным Рагозина (1935) он был найден в южной части (в «балахонской свите» проф. Хахлова, которая отвечает алыкаевской толще северной части бассейна).

Местонахождение. 10 экз., речка Бируля, планшет 45—5-В алыкаевская (?) толща, углисто-глинистые сланцы (Барзасская геолого-разведочная партия, М. Финкельштейн, 1934 г., № Б-15).

Anthraconauta krochalovskiensis sp. n.
(Табл. II, фиг. 2—5)

Диагноз. Раковина средних размеров, трапецоидальная, косо-овальная, незначительно вытянутая в длину и слабо расширенная на заднем конце, концентрическая скульптура состоит из многочисленных тонких, резких островершинных ребрышек. Вид имеет некоторое сходство с *Anthraconauta sibirica* (Ragozin).

К диагнозу можно добавить, что наибольшая высота раковины у заднего конца замочного края немногим больше половины ее длины, горизонтальная ось раковины с диагональю образует небольшой острый угол. Передняя часть ее небольшая, широко-округлая, сравнительно выпуклая, задний конец раковины тупо срезанный, округленный. Макушки выражены слабо. Замочный край сравнительно длинный, слабо выпуклый, немного приподнят кверху. Нижний край слабо выпуклый. Раковина тонкостенная, плоская, что, повидимому, является посмертным изменением. Размеры — 26.5 мм длина, 15 мм высота.

Эта форма, из кернов Крохалевского участка, рядом признаков напоминает *Anthraconauta sibirica* Ragozin, распространенную в более высоких горизонтах. Их сближает тонкостенная плоская раковина, широко-округлое очертание передней части, тонкая частая концентрическая скульптура. Однако общий характер раковин этих видов разный. У нового вида раковина узкая, даже у расплющенных образцов ее высота немногим больше половины длины, замочный край приподнят к заднему концу слабо. У *Anthraconauta sibirica* (Ragozin) раковина высокая и короткая, замочный край сильно приподнят кверху у заднего конца раковины. Для более детального сравнения см. описание *Anthr. sibirica* (Ragozin) в моей предыдущей статье (Федотов, 1937, стр. 34—35).

Anthraconauta krochalovskiensis найдена в алыкаевской толще.

Местонахождение. Несколько экземпляров, в керне, скважина 179, горизонт 190.00—192.00 м, алыкаевская толща, Крохалевский участок.

Anthraconauta cf. *longa* (Ragozin)
(Табл. II, фиг. 6)

1935. *Procopievskia longa*. Рагозин. Пелециподы балахонской свиты Кузбасса, стр. 63—64, табл. II, фиг. 15—18.

Раковина средних размеров, слабо выпуклая, трапецоидальная, косо-удлиненная по диагонали, сильно вытянутая в длину, узкая. Передняя часть небольшая, округленная, заметно выступающая вперед, узкая сравнительно с широким задним концом. Макушки небольшие, выраженные достаточно ясно благодаря диагональному килю, идущему от макушек к нижне-заднему углу раковины. Замочный край очень длинный (конец его отбит), видимо, более половины длины раковины, прямой, не сильно поднимающийся кверху, отчего высота раковины у заднего конца не более полутора раз превышает высоту ее на уровне макушек. Диагональный киль (на ядре) сглаженный, с горизонтальной длинной осью он образует незначительный угол. Поверхность ядра с многочисленными концентрическими более грубыми и более тонкими отчетливыми линиями, которые, поднимаясь к замочному краю, делаются несколько вогнутыми.

Размеры (неполный экз.):

Длина	28.5 мм
Высота у переднего замочного края	8 »
Высота у заднего конца замочного края	11 »
Длина замочного края не менее	14 »

У меня были ядра двух неполных створок, которые весьма сходны с *Procopievskia longa* Ragozin. Отличия заключаются в том, что у вида Рагозина макушки выражены резче и створки более плоски. В силу этого определение привожу со знаком cf. Этот вид, как и ряд других видов рагозинского рода *Procopievskia*, на основании морфологии раковины я переношу в род *Anthraconauta* Pruvost.

Мой экземпляр *Anthraconauta* cf. *longa* (Ragozin) имеет ряд сходных черт с *Anthraconauta* sp. n. aff. *tenuis* (Davies et Trueman) (Федотов, 1937, стр. 27—28, табл. IV, фиг. 1—3). Однако у последнего вида раковина более плоская, диагональный киль выражен гораздо слабее, макушки заметны гораздо меньше, концентрическая скульптура гораздо тоньше.

Этот вид найден в алыкаевской толще северной части бассейна; Рагозин его описал из соответствующих отложений («балахонская свита» Хахлова) южной части бассейна.

Местонахождение. 1 экз., Крохалевский участок, скважина 180, горизонт 188.00 м, алыкаевская толща.

Anthraconauta sp. indet.

(Табл. II, фиг. 7)

Часть створки и ядра переднего конца раковины, по всей вероятности, относящейся к роду *Anthraconauta* Pruvost и имеющей известное сходство с *Anthraconauta* sp. n. aff. *tenuis* (Davies et Trueman) (Федотов, 1937, стр. 27—28, табл. IV, фиг. 1—3). Подобно

образцу этого вида из алыкаевской толщи из района села Верхо-Томского, раковина *Anthraconauta* sp. indet. покрыта трубками спиропбисов. Эта форма найдена в алыкаевской (?) толще.

Местонахождение. 1 экз., речка Бируля, планшет 45—5-В, канава 4, алыкаевская (?) толща (Барзасская геолого-разведочная партия, 1934 г., М. Финкельштейн, № 8).

ANGARODON RAGOZIN

Angarodon kumsassiensis Ragozin

(Табл. I, фиг. 15—17)

1931. *Parallelodon mrassiensis*. Рагозин. Пластинчатожаберные из угленосных отложений южной части Кузнецкого бассейна, стр. 6, табл. III, фиг. 1, 3; табл. IV, фиг. 2.

1935. *Angarodon kumsassiensis*. Рагозин. Пелециподы балахонской свиты Кузбасса, стр. 62—63, табл. II, фиг. 11.

Раковина маленькая, в форме неравностороннего треугольника, вершиной которого является макушка, основанием — нижний край, а сторонами — передний и задний края, причем передняя сторона короткая, задняя — длинная. Макушки толстые, наклонены вперед и сильно выступают над верхним краем раковины, они близко лежат от переднего конца. Передняя часть раковины короткая, задняя — длинная. Замочный край неизвестен. Нижний край имеет значительный синус, от макушки к нему идет ясно выраженная вдавленность. Поверхность раковины покрыта несколькими (3—4) широкими грубыми, несколько черепичато налегающими кольцевыми валиками, отделенными глубокими желобками, а кроме того, мелкими, частыми концентрическими линиями. Несколько изогнутых радиальных линий идет от макушек книзу.

Размеры:

Длина	5.5	7.5	11.5 мм
Высота	4		3.5 мм

Характерные черты этого вида — раковина в форме неравностороннего треугольника, толстые, выступающие и наклоненные вперед макушки, вогнутый нижний край и черепичатые, широкие концентрические валики на поверхности раковины выражены у моих образцов хорошо. У меня лишь были более мелкие экземпляры (11.5 мм), чем у автора этого вида — Рагозина (до 23 мм).

Angarodon kumsassiensis Ragozin распространен в алыкаевской толще в северной части бассейна (по моим материалам, также в отложениях на речке Кайгур, где граница алыкаевской и промежуточной толщ пока не выяснена) и в южной Кузбасса («балахонская свита» Хахлова, Рагозин).

Местонахождение. 2 экз., речка Кайгур, планшет 45—5-В (Барзасская геолого-разведочная партия, 1934 г., М. Финкель-

штейн, № К-3). 4 экз., левый берег р. Б. Камышной, выше деревни Ишановой, планшет 28-Б, канава 4 Ишановской разведки, алыкаевская толща (№ 243, В. Д. Фомичев, 1929).

Angarodon sp. aff. *kumsassiensis* Ragozin

(Табл. II, фиг. 1)

Раковина небольшая, высокая, овальной ромбоидально-треугольной формы, с закругленными контурами. Передняя часть короткая, несколько скошенная, задняя — большая, на конце слегка срезанная, тупозакругленная. Замочный край, повидимому, короткий. Макушки поломаны, но, судя по верхней части раковины и ее скульптуре, сильно выдаются над замочным краем, что придает раковине треугольную форму. Нижний край вогнутый. На отпечатках видны в нижней части раковины немногие, резкие и глубокие концентрические линии и несколько характерных искривленных радиальных ребер, идущих от макушек к нижнему краю.

Размеры:

Длина	8	11 мм
Высота	5	7 »

У меня было несколько кернов из Анжеро-Судженского района со значительным количеством поврежденных раковин и отпечатков формы, которая, судя по данному выше описанию, принадлежит к роду *Angarodon* Ragozin и близка к *Angarodon kumsassiensis* Ragozin. Более высокая округленная форма раковины и плохая сохранность их не позволяет, однако, отождествить эти образцы с *Angarodon kumsassiensis*, в силу чего я привожу определение со знаком aff. *Angarodon* sp. aff. *kumsassiensis* Ragozin обнаружен в отложениях Анжеро-Судженского района, в которых не установлена граница между алыкаевской и промежуточной толщами.

Местонахождение. Несколько экземпляров, поверхностная скважина 22, горизонт 112.53—112.83 м, аргиллит темносерый, № 2. 1 экз., подземная скважина 13, горизонт 130.10—140.11 м, аргиллит серый, № 19. Несколько экземпляров, подземная скважина 17а, горизонт 97.77—120.77 м, аргиллит светлосерый, № 11. 2 экз., подземная скважина 17а, горизонт 173.85—181.95 м, аргиллит светлосерый, № 17.

Все образцы от Анжеро-Судженского рудоуправления, 19/XII 1934 г.

Ишановская толща

YAVORSKIA gen. n.

Yavorskia skoki sp. n.

(Табл. II, фиг. 8а—с)

Диагноз. Раковина коротко-ромбоидального или четырехугольного очертания, крупная, выпуклая. Макушки смещены вперед и

сильно загнуты к переднему краю. Передняя часть раковины небольшая, невысокая, задняя — большая, расширенная, с выпуклым задним краем. Замочный край короткий, нижний край с большим синусом. Раковина имеет диагональный киль, четкие, веерообразно расходящиеся радиальные ребра, пересеченные широкими годичными кольцами, отделенными концентрическими желобками.

Диагноз вида тот же.

Раковина короткая и высокая, наибольшая длина приходится по диагонали, характерной коротко-ромбоидальной или четырехугольной формы, выпуклая, с уменьшением выпуклости по сторонам диагонального киля; последний, хотя и сглаженный, выражен отчетливо, он круто спускается от макушек книзу. Передняя небольшая часть раковины округлая, плавно переходит в нижний край, имеющий глубокий синус, к которому от макушек тянется на поверхности раковины вдавление. Задняя большая, расширенная часть раковины нижним концом загибается книзу. Замочный короткий край слабо выпуклый. Макушки, толстые и отнесенные вперед, загнуты над передним верхним краем. Раковина, повидимому, тонкостенная, покрыта четкими, закругленными, местами двойными радиальными ребрами, расходящимися от макушки веерообразно, в задней части раковины они более широкие и, очевидно, в силу условий сохранения, более стертые. Радиальные ребра пересечены концентрическими желобками, отделяющими широкие, слегка черепичато выступающие годичные кольца (числом около 10).

Размеры: длина по горизонтальной оси 27 мм, по диагонали 29.5 мм, высота у заднего конца замочного края 25 мм, длина замочного края немногим больше 10 мм.

Насколько мне известно, эта форма является настолько своеобразным представителем пелеципод, что нельзя указать сходных или близких к ней форм из описанных в литературе. Найдена она в ишановской толще, из которой кроме этой известна еще лишь одна форма — *Naiadites skoki* Fedotov (Федотов, 1937, стр. 20—21). Бедность фауны этой толщи затрудняет определение типа *Yavorskia skoki*, однако у нее облик морской формы. Нахождение такой своеобразной и хорошо моделированной формы, как *Yavorskia skoki*, подчеркивает эндемичный характер пелеципод из угленосных отложений Кузбасса и указывает на возможность дальнейших неожиданных находок в этой фауне.

Родовое название *Yavorskia* дано в честь крупнейшего исследователя Кузбасса В. И. Яворского, видовое *skoki* — в честь геолога В. И. Скока, нашедшего эту форму. Генотипом нового рода является вид *Y. skoki*.

Местонахождение. 1 экз. левой створки и часть отпечатка, район деревни Боровой, планшет 45—17-В, скважина 255, глубина 110.60 м, низы ишановской толщи (Кемерово-Алтайская партия, В. И. Скок, 1933, № 1465).

Кемеровская толща балахонской свиты и кузнецкая подсвита безугольной свиты

Anthraconauta gigantea (Ragozin)

(Табл. II, фиг. 9, 10; табл. III, фиг. 1—9; табл. IV, фиг. 1)

1931. *Anthracomya phillipsi* var. *gigantea*. Рагозин. Пластинчатожаберные из угленосных отложений южной части Кузнецкого бассейна, стр. 16, табл. VIII, фиг. 1.

1933. *Procopievskia gigantea*. Рагозин. Пластинчатожаберные прокопьевской свиты Кузбасса, стр. 315—316, табл. I, фиг. 1—3.

1937. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). Федотов. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, стр. 30—32, табл. IV, фиг. 5—12; табл. V, фиг. 1, 2.

Раковина очень крупная, более 9 см, тонкостенная, трапецоидальная, очень сильно вытянутая по диагонали, косо-овальная, плоская. Передняя часть короткая, много ниже задней. Макушки слабо выражены. Замочный край длинный, прямой. Синус нижнего края едва заметен. Поверхность в очень резких, тонких и более грубых концентрических линиях; иногда с радиальной струйчатостью.

У меня было много образцов этого вида, подробно описанного в предыдущей работе (1937, стр. 30—32), из них наиболее типичны экземпляры из кернов из IV, V и VI Внутренних пластов Прокопьевска (табл. II, фиг. 9, 10; табл. III, фиг. 8, 9; табл. IV, фиг. 1). Образцы из Завьяловского района (речка Бормотушка) более выпуклые (табл. III, фиг. 3—7), диагональное седловидное утолщение, идущее от макушек к нижне-заднему углу раковины, у них отчетливее, скульптура поверхности более резкая, чем у первых. Образцы из Кемеровского района, речка Глухая, сравнительно с прокопьевскими тоже более выпуклые, но тонкая концентрическая скульптура менее резка. Один из этих образцов, будучи неполным, достигал 9 см (табл. III, фиг. 2). Наконец, среди типичных образцов этого вида (табл. III, фиг. 3) с правого берега р. Томи, между Первомайским рудником и речкой Порывайкой, имеются экземпляры более короткие и высокие, однако с характерной для *Anthraconauta gigantea* концентрической скульптурой. Образцы из Завьяловского района по большей выпуклости и более резкой концентрической скульптуре несколько напоминают другой близкий вид — *Anthraconauta acuta* (Ragozin), однако от него они отличаются тем, что не имеют синуса на нижнем крае, имеют радиальную штриховатость, задний край у них не прямой, а передний немного ниже заднего.

Anthraconauta gigantea (Ragozin) распространена в кемеровской толще (самые верхи балахонской свиты), разных районов северной и южной частей Кузбасса. Рагозин приводил эту форму из прокопьевской свиты проф. Хахлова из южной части бассейна.

Местонахождение. Значительное количество экземпляров из кернов (научно-исследовательская лаборатория геологоразведочного цеха Прокопьевского рудоуправления). Пласт IV Внутренний: скважина 285, глубина 92.00 м, выше кровли 42 м; скважина 329, глубина 203.34 м, кровля пласта; скважина 304, глубина 80.00 м, выше кровли пласта 10 м; скважина 342, глубина 17.00 м, кровля пласта; скважина 332, глубина 144 м, выше кровли пласта 11 м; скважина 334, глубина 185 м, выше кровли пласта 26 м; скважина 324, глубина 48.00 м, выше кровли пласта 14 м; скважина 34, глубина 33.60 м, кровля пласта; скважина 282, глубина 72.00 м, выше кровли пласта 33 м; скважина 292, глубина 59.00 м, кровля пласта; скважина 304, глубина 72.20—72.25 м, кровля пласта; скважина 278, глубина 99.30 м, почва пласта. Пласт V: скважина 273, глубина 118.50 м; скважина 285, глубина 170.50 м. Пласт VI: скважина 329, глубина 115.00 м, выше кровли пласта 5 м. 9 экз., Кемеровский район, левый берег речки Глухой, к северу от деревни Салтыковой, канава 1 и 2 (П. Н. Васюхичев, 1935, № 54—1 экз., № 55—8 экз.). 16 экз., Завьяловский район, в северо-западном углу Кузбасса, деревня Титова, левый берег Бормотушки, в 4 км от деревни (М. Ф. Нейбург, 1935, № 46). 8 экз., правый берег р. Томи, между Первомайским рудником и речкой Порывайкой (М. Ф. Нейбург, 1935, № 167). Все местонахождения из кемеровской толщи балахонской свиты.

Anthraconauta cf. *kemeroviensis* Fedotov

(Табл. IV, фиг. 2)

1937. *Anthraconauta kemeroviensis* Fedotov. Федотов. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, стр. 32—33, табл. V, фиг. 3—10.

У меня было неполное ядро и два неполных отпечатка, которые с известной долей вероятия, насколько это позволяет отрывочный материал, можно отнести со знаком cf. к *Anthraconauta kemeroviensis* Fedotov. Приходится пожалеть, что плохая сохранность материала затрудняет сделать вполне достоверное определение. Дело в том, что *Anthraconauta kemeroviensis* Fedotov, по материалам моей первой работы (1937, стр. 32—33), была обнаружена только в низах безугольной свиты (кузнецкая подсвита), с очень определенным и ограниченным вертикальным распространением; кроме того, как правило, *Anthraconauta kemeroviensis* Fedotov встречалась в горизонтах более низких, чем *Anthraconauta sibirica* (Rag.). Между тем, по материалам данной работы, *Anthraconauta* cf. *kemeroviensis* найдена в одном случае вместе с *Anthraconauta sibirica* (Ragozin), а в другом — в кемеровской толще балахонской свиты, даже выше ее.

Местонахождение. 2 экз., скважина 280, глубина 251.00 м, кемеровская толща (научно-исследовательская лаборатория гео-

лого-разведочного цеха Прокопьевского рудоуправления). 1 экз. вместе с *A. sibirica* (Rag.), Кемерово, скважина 10, забой 4-й восточной печи бремсберга, горизонт 160 м. По В. И. Яворскому, самые верхи балахонской или самые низы безугольной свиты.

Anthraconauta sibirica (Ragozin)

(Табл. IV, фиг. 3)

1933. *Procopievskia sibirica* Ragozin. Рагозин. Пластинчатожаберные прокопьевской свиты Кузбасса, стр. 316, табл. I, фиг. 6.

1937. *Anthraconauta sibirica* (Ragozin). Федотов. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, стр. 34—35, табл. V, фиг. 11; табл. VI, фиг. 1—2.

Этот вид хорошо узнается по плоской, ромбической, косо-овальной, высокой раковине, с сильно приподнятым у заднего конца кверху коротким замочным краем, с нежными очень тонкими и многочисленными концентрическими линиями. Длина 30 мм, высота 23 мм.

У меня было несколько образцов этого вида, подробно разобранного в моей предыдущей работе (1937), согласно которой *Anthraconauta sibirica* (Rag.) распространена в низах безугольной свиты (кузнецкая подсвита). По материалам данной работы *Anthraconauta sibirica* (Ragozin) в одном случае найдена в кемеровской толще балахонской свиты, в другом — горизонт точно не установлен (район Кемерова). По мнению В. И. Яворского, это местонахождение относится к самым верхам балахонской свиты или к самым низам безугольной. По данным Рагозина, *Anthraconauta sibirica* имеет значительное вертикальное распространение, встречаясь в прокопьевской и верхнепрокопьевской свитах проф. Хахлова, что соответствует ишановской и кемеровской толщам балахонской свиты и всей безугольной свите (Хахлов, 1935).

Местонахождение. 2 экз., Кемерово, скважина 10, забой восточной печи бремсберга, горизонт 160 м вместе с *Anthraconauta* cf. *kemeroviensis* Fedotov. 5 экз., скважина 280, глубина 274.26 м, кемеровская толща (научно-исследовательская лаборатория геолого-разведочного цеха Прокопьевского рудоуправления № 2082).

Anthraconauta anthracomyoides Fedotov

(Табл. IV, фиг. 4)

1937. *Anthraconauta anthracomyoides* Fedotov. Федотов. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, стр. 29—30, табл. IV, фиг. 4.

У меня был один экземпляр этого вида, который подробно описан в моей предыдущей работе (1937, стр. 29—30).

От группы близких крупных видов *Anthraconauta* этот вид от-

личается более симметричной формой раковины, которая более выпукла и более толстостенна, хорошим развитием макушек, гораздо меньшим наклоном диагонали относительно замочного края, более грубыми и более резкими концентрическими валиками. По моим прежним данным, *Anthraconauta anthracomyoides* Fed. встречается в самых низах безугольной свиты южной части Кузбасса, на границе между балахонской и безугольной свитами. Теперь этот вид обнаружен в самых верхах балахонской свиты (кемеровская толща) в северной части бассейна.

Местонахождение. 1 экз., Кемеровский район, скважина 92, глубина 110 м, кемеровская толща (Ягуновская геолого-разведочная партия, 1932, М. Ф. Нейбург).

ABIELLA RAGOZIN

Abiella cf. *ussovi* Ragozin

(Табл. IV, фиг. 5—9)

1933. *Abiella ussovi* Ragozin. Рагозин. Пластинчатожаберные прокопьевской свиты Кузбасса, стр. 318.

1934. *Abiella ussovi* Ragozin. Рагозин. Новое местонахождение пелеципод Кузбасса, стр. 6—7, табл. I, фиг. 10.

Раковина небольшая, значительно выпуклая, округло-овальная (эллиптическая). Макушки, плохо заметные, лежат несколько ближе к переднему концу, чем к середине раковины. Передняя часть уже, задняя шире. Передний и задний края плавно переходят в выпуклый нижний край. Наибольшая вздутость раковины приходится в области макушек, к нижнему краю раковина становится более плоской. Поверхность покрыта немногими сравнительно широкими и правильными концентрическими валиками, более широкими в верхней части и более узкими в нижней части раковины, и слабо заметной частой концентрической штриховатостью.

Размеры:

Длина	5.5	6.5	7 мм
Высота	5	5.5	5 »

Форма раковины округлая (или эллиптическая), большая или меньшая выпуклость, большая или меньшая резкость скульптуры зависят от степени и условий сохранения. Неважная сохранность моих образцов заставляет приводить определение со знаком cf. Один из образцов (табл. IV, фиг. 5) отличается от остальных большим числом концентрических валиков, они более правильны и более узки, чем у большинства. Можно отметить, что колебания в форме и скульптуре раковины этой формы примерно того же характера, что и у *Abiella subovata* (Jones) (Федотов, 1937, стр. 47—51, табл. X, фиг. 1—12).

Abiella cf. *ussovi* Ragozin найдена в кемеровской толще, в самых верхах балахонской свиты и в низах безугольной свиты северной

части Кузбасса. Рагозин приводит этот вид из прокопьевской свиты Хахлова из южной части бассейна.

Местонахождение. 1 экз., Кемеровский район, правый берег р. Томи, в слое выше кемеровского на 35.33 м, глинистые сланцы, нижняя часть безугольной свиты (В. А. Орестов, 1929). 2 экз., скважина 58, глубина 62.86 м, в 100 м выше кемеровского пласта, нижняя часть безугольной свиты (кемеровская база Угольного геолого-разведывательного института) (В. И. Скок). 2 экз., Завьяловский район (в северо-западном углу бассейна), деревня Титова, правый берег речки Бормотушки, в 4 км от деревни, самые верхи балахонской свиты (М. Ф. Нейбург, 1935, 47). 2 экз., район деревни Камышной, по логу, впадающему с левой стороны у деревни Камышной, глинистые сланцы, верхняя часть балахонской свиты (В. И. Яворский, 1933).

POSIDONIELLA HIND.

Posidoniella (?) *orestovi* sp. n.

(Табл. IV, фиг. 10)

Диагноз. Раковина удлиненно-овальная, миндалевидная, выпуклая, высота несколько меньше половины длины, макушки толстые, замочный край прямой, короткий, равен одной трети длины раковины, передний край почти прямой, концентрические валики на поверхности широкие.

Раковина небольшая, несимметрично-миндалевидная, удлиненно-овальная, выпуклая, без киля. Высота раковины несколько меньше половины ее длины. Макушки толстые, передняя лопасть, насколько можно судить по ядру, выражена. Замочный край короткий, равен одной трети длины раковины, прямой. Передний край почти прямой, слабо выпуклый. Задний край параллелен переднему, слабо выпуклый. Задний конец раковины овальный. Раковина сплющена у заднего края. Поверхность покрыта несколькими широкими концентрическими валиками. Размеры: длина 9.5 мм, высота 4.5 мм, длина замочного края 3 мм.

У меня было одно ядро этой формы, вследствие чего нельзя с несомненностью установить род, однако по ряду признаков эта форма очень близко напоминает род *Posidoniella*, как его понимает Гайнд (Hind, 1896—1900, 1901—1905). Надо отметить, что род *Posidoniella* в понимании Гайнда не укладывается в понятие рода *Posidonomya* Bronn.=*Posidonia* Bronn.

Этот новый вид *Posidoniella* (?) *orestovi*, названный в честь геолога В. А. Орестова, имеет некоторое внешнее сходство с *Naiadites* (?) *pheliciae* Ragozin, которая найдена Рагозиным в балахонской свите Хахлова (т. е. в алыкаевской толще). *Posidoniella* (?) *orestovi* найдена в кузнецкой подсвите (в нижней части безугольной свиты) вместе с *Anthraconauta kemeroviensis* Fedotov.

Местонахождение. 1 экз., Кемеровский район, правый берег р. Томи, в слое выше кемеровского пласта на 31.69 м, глинистые сланцы (В. А. Орестов, 1929).

КОЛЬЧУГИНСКАЯ СВИТА

Ильинская подсвита

PALAEANODONTA AMALITZKY

Palaeanodonta kuznetskiensis Fedotov

(Табл. IV, фиг. 11)

1937. *Palaeanodonta kuznetskiensis* Fedotov. Федотов. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, стр. 39—40, табл. VII, фиг. 10—13.

У меня был один экземпляр раковины, 35 мм длины и 13.5 мм высоты, с сохранившимися стенками, и его отпечаток, которые принадлежат *Palaeanodonta kuznetskiensis* Fedotov. Эта форма найдена в ильинской подсвите кольчугинской свиты, что вполне отвечает данным моей прежней работы.

Местонахождение. 1 экз., левый берег реки Томи, ниже села Ильинского, ниже речки Петриковой на 470 м, ильинская подсвита (М. Ф. Нейбург, 1925, № 72).

Ерунаковская подсвита

ANTHRACONAUTA PRUVOST

Anthraconauta iljinskiensis Fedotov

(Табл. V, фиг. 1—6)

1937. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. Федотов. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна стр. 35—37, табл. VI, фиг. 3—14.

У меня было порядочное количество экземпляров этого вида, который подробно описан в моей предыдущей работе. И сейчас, как и прежде, среди экземпляров *Anthraconauta iljinskiensis* Fed. можно отметить образцы двоякого рода. Большинство раковин этого вида, как и полагается, имеют модиолоподобный вид (табл. V, фиг. 1, 2, 3, 4a—b). Часть образцов имеют совершенно плоские (сильно сдавленные) морщинистые, очень тонкие раковины (табл. V, фиг. 5). Такие раковины я также отношу к *Anthraconauta iljinskiensis* Fed., так как, на основании изучения большого материала предыдущей работы, я считаю, что такая плоская морщинистая форма раковин является результатом посмертных изменений и условий сохранения. *Anthraconauta iljinskiensis* Fed. распространена главным образом в ильинской подсвите, реже встречается в ерунаковской (Федотов, 1937, стр. 36). По материалам данной работы этот вид найден в ерунаковской подсвите.

Местонахождение. 1 экз., Ленинск, скважина 179, глубина 186.50 м, от кровли пласта Веретеновского 20 м, ерунаковская подсвита (геолого-разведочный отдел Рудоуправления, № 510). 3 экз., скважина 109, глубина 48.90 м, № 851, 834 и 828. 2 экз., скважина 74, глубина 109.00 м, № 457. 1 экз., скважина 81, глубина 161.60 м, № 503. 1 экз., скважина 91, глубина 54.01 м, № 649. 1 экз., скважина 69, глубина 149.20 м, № 400. 2 экз., скважина 68, глубина 156.00 м, № 401. 1 экз. *Anthraconauta* cf. *iljinskiensis* Fedotov, скважина 69, глубина 250.00 м, № 412. 1 экз. *Anthraconauta* cf. *iljinskiensis* Fedotov, скважина 73, глубина 107.00 м, № 462. 1 экз. *Anthraconauta* cf. *iljinskiensis* Fedotov, скважина 51, глубина 156.65 м, № 830. Все это материалы Научно-исследовательского института Кузбассугля.

Anthraconauta pseudophillipsi Fedotov

(Табл. V, фиг. 8—9)

1937. *Anthraconauta pseudophillipsi* Fedotov. Федотов. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, стр. 37—39, табл. VI, фиг. 15—20; табл. VII, фиг. 1—7.

У меня было несколько экземпляров *Anthraconauta pseudophillipsi* Fed., сильно деформированных, но типичных по своим основным признакам. Все образцы этого вида были найдены в ерунаковской подсвите.

Местонахождение. 1 экз., Ленинск, скважина 169, глубина 159.20 м, 15 м от почвы пласта V Поджуринского, ерунаковская подсвита (геолого-разведочный отдел Рудоуправления, № 473). 1 экз., Ленинск, скважина 171, глубина 205.00 м, 6 м от почвы (ниже) пласта IV Поджуринского, ерунаковская подсвита (№ 468). 1 экз., Ленинск, скважина 173, глубина 124.00 м, 10 м от кровли пласта Бреевского (выше), ерунаковская подсвита (№ 460). Ленинск, скважина 88, глубина 123.82 м (№ 3109). 30 экз., левый берег р. Томи, ерунаковский разрез, 200 м ниже речки Попихи, ерунаковская подсвита (М. Ф. Нейбург, 1935, № 106).

Anthraconauta sp. aff. *pseudophillipsi* Fedotov

(Табл. V, фиг. 10—12)

Раковина небольшая, ромбоидальная, слабо выпуклая, длина ее примерно в два раза больше высоты. Замочный край приподнят кверху, равен около половины длины раковины. Передняя часть короткая, задняя сравнительно удлиненная и значительно расширенная. Задний край слабо выпуклый, нижний — с намеком на синус. Наибольшая длина в общем высокой и короткой раковины приходится по диагонали, под углом к горизонтальной оси. На ядрах заметен сглаженный диагональный киль. Поверхность ядра покры-

та немногими широкими концентрическими валиками, черепичато налегающими друг на друга.

Размеры:

Длина	9.5 10 мм
Высота	5.5 7 »

У меня было несколько ядер формы, довольно близкой к *Anthraconauta pseudophillipsi* Fed., отличавшихся от типичных представителей этого вида главным образом наличием редких широких и резких концентрических валиков. Из предосторожности я привожу эту форму под названием *Anthraconauta* sp. n. aff. *pseudophillipsi* Fedotov. Отмечу, однако, что среди богатого материала по *Anthraconauta pseudophillipsi* Fed., находящегося в Центральном геологическом музее в Ленинграде, имеются образцы этого вида высокие и с широкими концентрическими валиками, причем они связаны с типичными представителями рядом переходов. Возможно, что в будущем удастся эту форму свести к *Anthraconauta pseudophillipsi* Fedotov. *Anthraconauta* sp. aff. *pseudophillipsi* Fed. найдена в ерунаковской подсвите.

Местонахождение. 5 экз., Ленинск, скважина 185, глубина 278.85 м, 50 м от кровли пласта IX Поджуринского, ерунаковской подсвиты, № 783, 784.

ABIELLA RAGOZIN

Abiella subovata (Jones)

(Табл. VI, фиг. 1—8)

1901. *Posidonomya subovata* Jones. On some Carboniferous Shall Siberia, p. 434, pl. 16, figs 8—15.

1937. *Abiella subovata* (Jones). Федотов. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, стр. 47—51, табл. X, фиг. 1—12.

У меня было значительное количество образцов этого распространенного в Кузбассе и сильно вариирующего вида, который подробно мной разобран в предыдущей работе. На основании изучения очень богатого материала той работы и нового, послужившего для данной работы, могу отметить, что раковины *Abiella subovata* (Jones) вариируют в отношении длины и высоты, выпуклости, толщины стенок, размеров, а также количества и резкости широких концентрических валиков и четкости концентрических линий. Вид этот широко распространен в кольчугинской свите, от ильинской подсвиты до верхов ерунаковской.

Мною (1937, стр. 44—45) были приведены основания, по которым вид *subovata* был перенесен из рода *Posidonomya* в род *Abiella*, почему здесь нет необходимости их повторять.

Местонахождение. Много экземпляров, правый берег р. Томи, выше деревни Кедровки, ниже деревни Георгиевки, песчаные сланцы, верхние горизонты кольчугинской свиты, стратиграфически ниже базальтов Бабьего Камня (В. И. Яворский, 1931, № 12). 6 экз. выше Абашевского улуса, верхний конец обнажения кольчугинской свиты (М. Ф. Нейбург, 1929, № 228). 10 экз., левый берег р. Томи, у деревни Лачиновой (по мнению М. Ф. Нейбург, кольчугинская свита, 1935, № 17). Ленинск, геолого-разведочный отдел Рудоуправления, ерунаковская подсвита: 1 экз., скважина 179, глубина 186.50 м, 20 м от кровли пласта Веретеновского (№ 510). 1 экз., скважина 165, глубина 141.08 м, 4 м от кровли пласта Семейного (№ 399). 1 экз., скважина 169, глубина 159.20 м, 15 м от почвы пласта V Поджуринского (№ 473). 1 экз., скважина 129, глубина 248.12 м, между пластами VIII и IX Егозовской толщи, в 4 м от кровли пласта Бреевского [№ 203, *Abiella* cf. *subovata* (Jones)]. 2 экз., скважина 172, глубина 142.00 м, 8—9 м от почвы пласта IV Поджуринского [487, *Abiella* cf. *subovata* (Jones)]. Местонахождения с неполными данными (материал Научно-исследовательского угольного института в Новосибирске): 2 экз., скважина 50, глубина 185.00 м (№ 208). 1 экз., скважина 68, глубина 156.00 м (№ 401). 2 экз., скважина 1 в колхозе, глубина 35.50 м (№ 806 и 807). 2 экз., скважина 103, глубина 337.00—339.00 м (№ 818). 2 экз., скважина 69, глубина 141.50 м (№ 406, 407). 6 экз., скважина 50, глубина 23.00 м (№ 187). Несколько экземпляров, скважина 58, глубина 238.00 м (№ 200). 1 экз., скважина 90, глубина 28.00 (№ 646). 1 экз., скважина 71, глубина 208.00 м (№ 442). 4 экз., скважина 60, глубина 240.00 м (№ 206). 3 экз., скважина 49, глубина 238.00 м (№ 198). 1 экз., скважина 71, глубина 208.00 м (№ 442), несколько экземпляров, скважина 49, глубина 89.50 м (№ 183). 1 экз., скважина 49, глубина 194.80 м (№ 213). 1 экз., скважина 90, глубина 28.00 м [№ 645, *Abiella* cf. *subovata* (Jones)]. 1 экз., скважина 68, глубина 143.00 м [№ 359, *Abiella* cf. *subovata* (Jones)].

Abiella cf. *tomiensis* (Ragozin)

(Табл. VI, фиг. 9)

1937. *Abiella tomiensis* (Ragozin). Федотов. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, стр. 51—52, табл. X, фиг. 13—15.

Раковина небольшая, треугольно-округлая, выпуклая, тонкостенная. Макушки толстые, значительно выдающиеся над верхним краем. Замочный край длинный, прямой, наклонен книзу. Раковина значительно вздута в центральной части, сплющена в задней. Поверхность ядра покрыта редкими широкими концентрическими валиками, нередко стертыми.

Размеры:

Длина	6	7.5 мм
Высота	4.5	5 »

У меня было несколько ядер с частично сохранившимися стенками створок *Abiella tomiensis* (Rag.) в моем толковании этого вида (Федотов, 1937). Наличие некоторых отличий — более тонкие стенки створок, более закругленная форма заднего конца и менее резкая концентрическая скульптура, а также неважная сохранность образцов заставляют приводить определение со знаком cf.

По моим прежним данным, этот вид распространен в верхних частях ерунаковской подсвиты (предположительно над нею).

Местонахождение. Материалы Научно-исследовательского угольного института в Новосибирске с неполной датой: скважина 109, глубина 48.90 м, № 827 и 844.

Abiella concinna (Jones) var. *angustistriata* Fedotov

(Табл. VI, фиг. 10—15)

1937. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata*. Федотов. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, стр. 47, табл. IX, фиг. 11—12.

Раковина средних размеров, тонкостенная, плоская, несимметрично-округлая. Замочный край прямой, длинный, без зубов, передний и задний края образуют с ним тупые углы, из которых передний больший. Макушки небольшие, вздутые, наклоненные вперед, почти центральные (ближе к переднему, чем к заднему концу замочного края). Передняя часть раковины меньше задней, более выпуклая и более выступающая. Задняя часть раковины более высокая, задний край несколько выпрямленный и немного падающий. Передний и задний края незаметно переходят в округлый нижний край. Поверхность в мелких, тонких, частых концентрических линиях. На ядрах видны более широкие годичные кольца.

Размеры:

Длина	8.5	10	10.5	11.5	11.5	13	19 мм
Высота	6.5	8	9	9	9	10.5	15 »
Длина замочного края	—	—	—	—	8	—	9.5 »

У меня было несколько экземпляров этой формы, с сохранившимся наружным слоем раковины (периостракум) и прямым, длинным замочным краем, порой с макушками, занимающими субцентральное положение. Я отношу их к *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata*, хотя на первый взгляд эти образцы значительно отличаются от раковин основного вида и вариетета, подробно описанных мною в предыдущей работе (1937, стр. 45—46, табл. IX, фиг. 5—10; стр. 47, табл. IX, фиг. 11—12). Как правило, раковины этих форм в моем прежнем материале были перекристаллизованы,

без периостракум, очень хрупкие, без хорошо сохранившегося замочного края. В этом материале сохранность раковин, хотя створки довольно сильно помяты и сморщены, совершенно иная, вследствие чего они кажутся отличающимися от первых. Я склонен теперь думать, что форма, названная мною *Pseudomonotis* (?) (1937, стр. 52, табл. X, фиг. 16), относится сюда же.

Несомненно, что у этих представителей *Abiella concinna* признаки рода *Posidonia* Bronn.= *Posidonomya* Bronn. выражены довольно ясно. Если бы у них задняя часть раковины была более выпуклой и более выступающей, тип рода *Posidonia* Bronn.= *Posidonomya* Bronn. [Вейгельт (Weigelt), 1922, или Циттель, 1934, стр. 613] был бы вполне выражен. Черты отряда *Anisomyaria* ясно выражены у этой кузнецкой формы, поэтому теперь делается понятным, почему Джонс (Jones, 1901, стр. 435) относил свой вид *concinna* к роду *Posidonomya*. Однако вся совокупность фауны пелеципод и условий ее существования в кольчугинское время в Кузбассе (в частности наличие растений и остатков насекомых) делает мало вероятной возможность существования там морских форм. Отмечу еще, что *Abiella ussovi* и *Abiella rotunda*, для которых Рагозин создал род *Abiella* (Рагозин, 1933, стр. 318), куда он отнес (1934) вид *concinna*, обладает более симметричным строением раковины, обычным для отряда *Monomyaria*. Все это говорит о необходимости переисследования видов рода *Abiella* и ревизии самого рода.

Abiella concinna var. *angustistriata* найдена в ерунаковской подсвите.

Местонахождение. Ленинск, геолого-разведочный отдел Рудоуправления, ерунаковская подсвита кольчугинской свиты: 2 экз., скважина 171, глубина 205 м, 6 м от почвы (ниже) пласта IV Поджуринского. 1 экз., скважина 211, глубина 34.16 м, 2 м от почвы пласта Промежуточного. 1 экз., скважина 169, глубина 159.40 м, 17 м от почвы пласта V Поджуринского. 2 экз., скважина 88, глубина 112.70—123.89 м. 1 экз., скважина 211, глубина 31.50 м, в самой почве пласта Промежуточного. 1 экз., скважина 174, глубина 116.66 м, 11—12 м от почвы пласта Подполеновского. 1 экз., скважина 163, глубина 228.50 м, 10 м от почвы пласта Брусницинского. 1 экз., скважина 69, глубина 176.30 м, 19—20 м от кровли пласта Мережковского. 1 экз., скважина 180, глубина 226.90 м, у самой кровли пласта Веретеновского. 1 экз., скважина 152, глубина 51.25 м, 16 м от кровли пласта Поленовского. 1 экз., скважина 3/8, глубина 219.40 м, 3 м от кровли пласта Максимовского. 1 экз., скважина 110, глубина 244.76 м, почва пласта Наджуринского или от кровли пласта Журинского 29 м. Материалы Научно-исследовательского угольного института в Новосибирске с неполными датами: 2 экз., скважина 69, глубина 238.20 м, № 417 и 418. 1 экз., скважина 88, глубина 287.50 м, № 209.

Заключение

Обращаясь к геологическому распространению пелеципод, изученных в этой работе, нетрудно видеть, что они следующим образом распределяются по трем свитам угленосных отложений Кузнецкого бассейна.

В балахонской свите 1) в алыкаевской толще найдены следующие формы: 1) *Posidoniella kumpani* Fedotov, 2) *Posidonomya magniforma* (Ragozin), 3) *Mrassiella oblonga* Ragozin, 4) *Anthracomya neuburgi* Fedotov, 5) *Anthracomya* (?) *balakchonskiensis* (Ragozin), 6) *Anthraconauta flagitiosa* (Ragozin), 7) *Anthraconauta* cf. *minuta* (Ragozin), 8) *Anthraconauta krochalovskiensis* sp. n., 9) *Anthraconauta* cf. *longa* (Ragozin), 10) *Anthraconauta* sp. indet. co *Spirorbis*, 11) *Angarodon kumsassiensis* Ragozin, 12) *Angarodon* sp. aff. *kumsassiensis* Ragozin; 2) в ишановской толще: *Yavorskia skoki* gen. n. sp. n.; 3) в кемеровской толще: 1) *Anthraconauta gigantea* (Ragozin), 2) *Anthraconauta* cf. *kemeroviensis* Fedotov, 3) *Anthraconauta sibirica* (Ragozin), 4) *Anthraconauta anthracomyoides* (Fedotov), 5) *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin.

В безугольной свите (в ее низах, в кузнецкой подсвите) найдены: 1) *Posidoniella* (?) *orestovi* sp. n., 2) *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin, 3) *Anthraconauta* cf. *kemeroviensis* Fedotov, 4) *Anthraconauta sibirica* (Ragozin).

В ильинской подсвите кольчугинской свиты найдены: *Palaeanodonta kuznetskiensis* Fedotov, а в ерунаковской подсвите: 1) *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov, 2) *Anthraconauta pseudophillipsi* Fedotov, 3) *Anthraconauta* sp. aff. *pseudophillipsi* Fedotov, 4) *Abiella subovata* (Jones), 5) *Abiella* cf. *tomiensis* Ragozin, 6) *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov.

Отсюда видно, что среди материалов данной работы не было палеонтологических сборов из мазуровской и промежуточной толщ балахонской свиты, из красноярской подсвиты безугольной свиты и мало сборов из ильинской подсвиты кольчугинской свиты.

Используя данные настоящей и предыдущей моей работы (1937), можно сделать следующие заключения о палеонтологической обоснованности толщ и подсвит угленосных отложений, которые были установлены по литологическим признакам (Яворский и Бутов, 1927, и работы кемеровских геологов — Фомичев) и которые далеко еще не все охарактеризованы палеонтологически (Залесский, Нейбург, Радченко).

Балахонская свита. Фауна пелеципод мазуровской толщи бедна, пока в ней найдена лишь одна форма *Anthracomya fomitchevi* Fedotov. Фауна алыкаевской толщи относительно очень богата, в ней найдено 16 форм. К 12 видам, перечисленным выше, надо прибавить еще 4 формы из предыдущей моей работы: 1) *Edmondia balakchonskiensis* Fedotov, 2) *Aviculopecten balakchonskiensis* Fedotov, 3) *Posidoniella* sp., 4) *Anthraconauta* sp. n. aff. *tenuis* (Davies et Trueman) co *Spirorbis*.

Таблица геологического распространения пелеципод в угленосных отложениях Кузнецкого бассейна

Балахонская					Безуголь-ная		Кольчугин-ская		Названия свит
Мазуровская толща	Алыкаевская толща	Промежуточная толща	Ищановская толща	Кемеровская толща	Кузнецкая подсвита	Красноярская подсвита	Ильинская подсвита	Ерунаковская подсвита	Названия подсвит и толщ
	+								*Edmondia balakchonskiensis* Fed.
	+								*Aviculopecten balakchonskiensis* Fed.
	+				+				*Posidoniella kumpani* Fed.
	++								» *orestovi* »
	++								» sp.
	+								*Posidonomya magniforma* (Rag.)
			++						*Mrassiella oblonga* Rag.
			++						*Naiadites skoki* Fed.
	+								*Yavorskia skoki* Fed.
	+								*Angarodon kumsassiensis* Rag.
									Angarodon cf. *kumsassiensis* Rag.
+									*Anthracomya fomitchevi* Fed.
	+				+			+	» *neuburgi* Fed.
									» *wardioides* Fed.
									» *gapeevi* Fed.
	+								» (?) *balakchonskiensis* (Rag.)
	+								*Anthraconauta* sp. aff. *tenuis* (Dav. et Truem.)
	+								*Anthraconauta* sp. indet. co *Sphorbis*
	+								*Anthraconauta flagitiosa* (Rag.)
	+								*Anthraconauta* cf. *minuta* (Rag.)
	+								*Anthraconauta* cf. *longa* (Rag.)
	+								*Anthraconauta krochalovskiensis* Fed.
				+					*Anthraconauta gigantea* (Rag.)
					+				*Anthraconauta* cf. *gigantea* (Rag.)
					+				*Anthraconauta kemeroviensis* Fed.
				+	+				*Anthraconauta* cf. *kemeroviensis* Fed.
				+	+				*Anthraconauta sibirica* (Rag.)
				+	+				*Anthraconauta anthracomyoides* Fed.
							+	+	*Anthraconauta iljinskiensis* Fed.
							+	+	*Anthraconauta pseudophillipsi* Fed.
								+	*Anthraconauta* sp. aff. *pseudophillipsi* Fed.
					+		+	+	*Abiella* cf. *ussovi* Rag.
					+			+	» *subovata* (Jones)
								+	» *tomiensis* (Rag.)
								+	» *concinna* (Jones)
							+	+	» » » var. *angustistriata* Fed.

Продолжение

Таблица геологического распространения пелеципод в угленосных отложениях Кузнецкого бассейна

Балахонская					Безугольная		Кольчугинская		Названия свит
Мазуровская толща	Алыкаевская толща	Промежуточная толща	Ишановская толща	Кемеровская толща	Кузнецкая подсвита	Красноярская подсвита	Ильинская подсвита	Ерунаковская подсвита	Названия подсвит и толщ
					+				*Palaeomutela* (?) *astartellaeformis* Fed.
							+		*Palaeomutela* sp.
							+		*Palaeanodonta kuznetskiensis* Fed.
							+		*Palaeanodonta* cf. *longissima* (Netsch.)
								+	*Palaeanodonta tersiensis* Fed.
								+	*Oligodon* (?) *plotnikovskiensis* Fed.
								+	*Pseudomonotis* (?) sp.
								+	*Abiella* cf. *tomiensis* (Rag.)
1	16		2	5	9		7	12	Количество видов

Промежуточная толща пока остается без палеонтологической характеристики, хотя, насколько мне известно, небольшое количество форм пелеципод, отличных от форм из соседних толщ, в ней было найдено, но они не обрабатывались.

Фауна ишановской толщи, кроме *Yavorskia skoki*, содержит еще *Naiadites skoki* Fedotov. Фауна кемеровской толщи сравнительно бедна видами (5 форм), но характерна присутствием почти исключительно очень крупных пелеципод.

Безугольная свита. Известна фауна пелеципод лишь кузнецкой подсвиты, т. е. нижнего отдела безугольной свиты. К перечисленным 4 видам надо прибавить (по данным моей предыдущей работы) еще 5 форм: 1) *Anthraconauta kemeroviensis* Fedotov, 2) *Anthraconauta anthracomyoides* Fedotov, 3) *Anthraconauta* cf. *gigantea* (Ragozin) 4) *Anthracomya wardioides* Fedotov, 5) *Palaeomutela astartellaeformis* Fedotov.

Кольчугинская свита. По данным моих обеих работ, ильинская и ерунаковская подсвиты имеют свои фауны пелеципод и хотя многие формы являются общими, однако количественно одни формы преобладают в одной, другие в другой подсвите.

Ильинская подсвита представлена следующими видами: 1) *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov, 2) *Anthraconauta pseudophillipsi* Fedotov 3) *Palaeanodonta kuznetskiensis* Fedotov, 4) *Palaeanodonta* cf. *longissima* (Netschajew), 5) *Palaeomutela* sp., 6) *Abiella subovata* (Jones), 7) *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov.

Фауна ерунаковской подсвиты богаче, в ней находим 12 форм,

так как к 6 перечисленным выше надо прибавить, по моим прежним данным, следующие 6 видов: 1) *Anthracomya gapeevi* Fedotov, 2) *Palaeanodonta tersiensis* Fedotov, 3) *Oligodon* (?) *plotnikovskiensis* (Fedotov), 4) *Abiella tomiensis* (Ragozin), 5) *Abiella concinna* (Jones), 6) *Pseudomonotis* (?) sp.

Общее представление о геологическом распространении пелеципод в угленосных отложениях Кузнецкого бассейна дает прилагаемая таблица.

По поводу приведенных палеонтологических характеристик надо сделать некоторые оговорки, касающиеся списков форм из алыкаевской толщи балахонской свиты и из кузнецкой подсвиты безугольной свиты по материалам настоящей работы. Одна из форм алыкаевской толщи — *Anthraconauta* cf. *minuta* (Ragozin), найдена только в углистых сланцах речки Бирули (планшет 45—5-В, Барзасская геолого-разведочная партия, 1934, № Б-15). Точно стратиграфическое положение этого местонахождения не определено, повидимому, оно относится к алыкаевской толще. Другая алыкаевская форма — *Angarodon* sp. aff. *kumsassiensis* Ragozin, найдена в кернах буровых скважин в Анжеро-Судженском районе, горизонты которых определяются недостаточно точно, как алыкаевско-промежуточные толщи балахонской свиты. По наличию здесь также типичных алыкаевских видов это местонахождение скорее относится к алыкаевской толще. Такое же замечание надо сделать и относительно местонахождения на речке Кайгур (планшет 45—5-В, Барзасская геолого-разведочная партия, 1934). Кроме этих оговорок по поводу списка алыкаевских пелеципод, надо упомянуть об одном местонахождении из списка безугольных форм. Точное стратиграфическое положение не определено для одного из местонахождений с *Anthraconauta* cf. *kemerovіensis* Fedotov и *Anthraconauta sibirica* (Ragozin), именно для скважины 10 Кемеровского района, забой 4-й восточной печи бремсберга, горизонт 160 м. Оно относится, по мнению В. И. Яворского, к самым верхам балахонской или к самым низам безугольной свиты. Замечу, что обе эти формы являются типичными для низов безугольной свиты.

Таким образом своим материалом я даю палеозоологические обоснования стратиграфической схемы Кузнецкого бассейна, которая разработана Яворским и изменена в особенности Фомичевым. Я располагал материалом по пелециподам как из северной, так и южной части бассейна, но пелециподы из балахонской свиты были главным образом из северной части бассейна. Пелециподы южной части бассейна кроме меня обрабатывались Рагозиным, который придерживается стратиграфической схемы, установленной Хахловым для южной части Кузбасса. Недавно (1935) Хахлов провел параллелизацию обеих стратиграфических схем, согласно которой в его свиту H_0 (C_3) укладывается мазуровская толща балахонской свиты, его балахонской свите отвечает алыкаевская толща балахонской свиты,

нижнепрокопьевской свите — промежуточная толща балахонской свиты, его прокопьевской свите (с тремя ярусами) отвечают ишановская и кемеровская толщи балахонской свиты и кузнецкая (надкемеровская) подсвита безугольной свиты, его верхнепрокопьевской свите отвечает красноярская подсвита безугольной свиты; кольчугинская свита в обеих схемах совпадает. Пользуясь этой параллелизацией, необходимо рассмотреть палеонтологические данные Рагозина. К сожалению, использовать данные Рагозина полностью, как я отмечал и раньше (1937), нельзя, так как ряд его новых видов еще не описан (являются nomina nuda), а кроме того, иллюстрации в большинстве его работ выполнены настолько плохо, что по многим из них нельзя получить представления об объекте. Часть видов, в том числе и новых видов Рагозина, описание которых Рагозиным еще не опубликовано, вероятно, окажется синонимами с некоторыми моими новыми видами.

Рагозин (1935, стр. 59) дает следующие списки пелеципод по стратиграфической схеме Хахлова.

В балахонской свите, отвечающей алыкаевской толще общепринятой балахонской свиты, им найдены: 1) *Mrassiella* (= *Posidonomya*, Федотов) *magniforma* Ragozin, 2) *Mrassiella ridicula* Ragozin, 3) *Mrassiella gloriosa* Ragozin, 4) *Mrassiella oblonga* Ragozin, 5) *Angarodon kumsassiensis* Ragozin, 6) *Procopievskia longitudinis* Ragozin (= *longa* Rag.? Федотов), 7) *Procopievskia minuta* Ragozin, 8) *Procopievskia flagitiosa* Ragozin, 9) *Procopievskia incurvulata* Ragozin, 10) *Carbonicola* (?) *sibirica* Ragozin, 11) *Anthracomya* (?) *tschernischovi* Ragozin, 12) *Anthracomya* (?) *balakchonskiensis* Ragozin, 13) *Anthracomya* (?) *mrassiensis* Ragozin и 14) *Najadites* (?) *pheliciae* Ragozin.

Таким образом общими с моим списком из алыкаевской толщи оказываются виды № 1, 4, 5, 6, 7, 8 и 12, и в целом фауна алыкаевской толщи обогащается.

В нижнепрокопьевской свите, отвечающей, как было сказано выше, промежуточной толще балахонской свиты, откуда у меня материала не было, Рагозин приводит один вид — *Mrassiella obscura* Ragozin, т. е. дается некоторое палеонтологическое обоснование для промежуточной толщи.

В прокопьевской свите, отвечающей ишановской и кемеровской толщам балахонской свиты и кузнецкой подсвите безугольной свиты, Рагозин нашел: 1) *Procopievskia gigantea* Ragozin, 2) *Procopievskia sibirica* Ragozin, 3) *Procopievskia acuta* Ragozin, 4) *Procopievskia minima* Ragozin, 5) *Procopievskia zvonarevi* Ragozin, 6) *Procopievskia lanceolata* Ragozin, 7) *Angarodon* (?) *najadiformis* Ragozin, 8) *Angarodon* (?) *nekipelovi* Ragozin, 9) *Abiella ussovi* Ragozin, 10) *Abiella rotunda* Ragozin и 11) *Anthracomya* (?) *kuznetskiensis* Ragozin.

Сравнение с моими данными произвести трудно, так как прокопьевская свита Хахлова охватывает три части двух разных свит

общепринятой схемы, из которых каждая, по моим данным, имеет палеонтологическое обоснование.

В верхнепрокопьевской свите, отвечающей красноярской подсвите, откуда в моем распоряжении не было материалов, Рагозин приводит следующие формы: 1) *Procopievskia sibirica* Ragozin, 2) *Angarodon* (?) *nekipelovi* Ragozin, 3) *Abiella rotunda* Ragozin, 4) *Abiella concinna* (Jones) и 5) *Anthracomya williamsoni* Brown (?).

Здесь приходится отметить странное смешение форм: вид № 1 характерен для низов безугольной свиты, а № 4 и 5 (см. Федотов, 1937) — для верхней части кольчугинской свиты. Очевидно, в чем-то допущена ошибка или Хахловым или Рагозиным.

Наконец, в кольчугинской свите, которая у нас разбита на ильинскую и ерунаковскую подсвиты со своими фаунами, Рагозин нашел следующие формы: 1) *Abiella concinna* (Jones), 2) *Abiella ossinovskiensis* Ragozin, 3) *Anthracomya williamsoni* Brown (?), 4) *Anthracomya* (?) *chachlovi* Ragozin, 5) *Anthracomya* (?) *ussovi* Ragozin, 6) *Anthracomya minima* Ludwig (?), 7) *Anthracomya* (?) *ruperti* Ragozin, 8) *Anthracomya valenciensis* Ethr. (?), 9) *Posidonomya* (?) *subovata* Jones, 10) *Posidonomya* (?) *tomiensis* Ragozin, 11) *Posidonomya* (?) *ignoti* Ragozin и 12) *Anthracomya laevis* Dawson (?).

Надо отметить, что *Anthracomya williamsoni* (Brown) (?) является синонимом *Anthracomya gapeevi* Fedotov, *Anthracomya minima* Ludwig (?) = *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. Вряд ли в действительности существуют в фауне кольчугинской свиты такие формы, как *Anthracomya valenciensis* Ethr. (?) и *Anthracomya laevis* Dawson (?), так как никаких вестфальских видов мне находить не приходилось, несмотря на богатейший материал, который послужил мне для предидущей работы. Впрочем, и сам Рагозин, страницей ниже, говорит о внешнем сходстве таких форм с западно-европейскими вестфальскими видами. В общем данные Рагозина по фауне пелеципод кольчугинской свиты дают меньше моих.

Этот краткий обзор показывает, что параллелизация стратиграфической схемы южной части Кузбасса Хахлова, которую он произвел на основании палеоботанических данных, с общепринятой схемой, которая в сущности делает схему Хахлова излишней, подтверждается моими данными по пелециподам. Эта схема, как и ее палеозоологическое обоснование данными Рагозина, дает менее полную и менее детальную стратиграфию Кузнецкого бассейна сравнительно с той (Яворский, Фомичев), которая обосновывается данными этой работы. Вместе с тем надо признать необходимыми дальнейшие исследования и сборы пелеципод из мазуровской, ишановской и промежуточной толщ балахонской свиты и красноярской подсвиты безугольной свиты, фауны которых известны недостаточно.

Что касается возраста угленосных отложений Кузнецкого бассейна, то к тем соображениям, которые я высказал в предыдущей работе и в тезисах докладов Международного XVII геологического

конгресса (1937), я могу добавить следующее. Данные последних лет по другим группам животных (Янишевский, 1935; Лихарев, 1935; Мартынов, 1935, 1936; Спижарский, 1937), а также палеоботанические работы Залесского (1933, 1937), отчасти Нейбург (1934), Радченко (1934) укрепляют меня во взгляде на балахонскую свиту частью как на самые верхи верхнего карбона, в большей части как на нижнепермские отложения, а на безугольную и кольчугинскую — как на верхнепермские. Утверждение Рагозина (1935) о том, что угленосные отложения Кузбасса относятся к карбону (начиная с C^2 и кончая верхами вестфальского яруса), надо считать не обоснованными. Более подробно вопрос о стратиграфическом значении пелеципод из угленосных отложений этого бассейна будет разобран мною позже в Трудах Международного XVII геологического конгресса.

ЛИТЕРАТУРА [1]

[1] Криштофович А. Н., Ботанико-географическая зональность и этапы развития флоры верхнего палеозоя, Изв. Академии Наук, ИМЕН, Серия геол., № 3, 1937.

[2] Лихарев Б. К., К вопросу о возрасте фауны из основания угленосной толщи Кузнецкого бассейна, Пробл. сов. геол., 5, № 10, 1935.

[3] Мартынов А. В., К вопросу о возрасте палеозойских насекомоносных отложений Кузнецкого бассейна, Докл. Академии Наук, А. № 3, 1933.

[4] Мартынов А. В., О нескольких насекомых из кольчугинской свиты Кузнецкого бассейна, Изв. Академии Наук, ИМЕН, Серия биол., № 6, 1935.

[5] Мартынов А. В., О некоторых новых материалах членистоногих животных из Кузнецкого бассейна, Изв. Академии Наук, ИМЕН, Серия биол., № 3, 1936.

[6] Нейбург М. Ф., Исследования по стратиграфии угленосных отложений Кузнецкого бассейна 1930—1931 гг., Труды Вс. геол.-разв. объединения, вып. 348, 1934.

[7] Нейбург М. Ф., К стратиграфии угленосных отложений Кузнецкого бассейна, Изв. Академии Наук, ИМЕН, Серия геол., № 4, 1936.

[8] Радченко Г. П., Материалы к познанию палеозойской флоры Кузнецкого бассейна, Материалы по геологии Западно-сибирского края, вып. 13, 1934.

[9] Рагозин Л. А., Пластинчатожаберные из угленосных отложений южной части Кузнецкого бассейна, Труды Научно-исследовательского угольного института Востугля, серия Г, вып. I, 1931.

[10] Рагозин Л. А., Пластинчатожаберные прокопьевской свиты Кузбасса, Сб. «Геология Сибири», 1933.

[11] Рагозин Л. А., Геологическое распространение пелеципод в продуктивной толще Кузбасса, Материалы по геологии Западно-сибирского края, № 13, 1934.

[12] Рагозин Л. А., Пелециподы балахонской свиты Кузбасса, Труды Томского университета, 88, 1935.

[13] Спижарский Т. Н., Ostracoda кольчугинской свиты угленосных осадков Кузнецкого бассейна, Труды ЦНИГРИ, вып. 97, 1937.

[14] Федотов Д. М., Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна, Труды ЦНИГРИ, вып. 97, 1937.

[15] Федотов Д. М., Пластинчатожаберные моллюски из угленосных отложений Кузнецкого бассейна и их стратиграфическое значение, Международный XVII геологический конгресс, тезисы докладов, 1937, стр. 102—103.

[16] Фомичев В. Д., К стратиграфии Кузнецкого бассейна, Труды ЦНИГРИ, вып. 28, 1935.

[1] Более полный список литературы приведен в моей работе 1937 г.

[17] Яворский В. И., Ближайшие задачи в изучении Кузнецкого бассейна, «Проблемы советской геологии», № 2, 1934.
[18] Янишевский М. Э., Описание фауны из основания угленосной толщи Кузнецкого бассейна, Ученые записки Ленинградского университета, I, серия геол.-почв.-географ., вып. I, 1935.
[19] Хахлов В. А., О стратиграфии угленосных отложений Кемеровского района Кузбасса, Труды Томского университета, 88, 1935.
[20] Davies J. H. and Trueman A. E., A Revision of the Non-Marine Lamellibranches of the Coal-Measures and Discussion of their Zonal Sequeance, Quart. Journ. Geol. Soc. London, 83, 1927.
[21] Hind W. A., Monograph of the British Carboniferous Lamellibranchiata, Pal. Soc., 1894—1896, 1896—1900, 1901—1905.
[22] Jones J., On some Carboniferous Shall from Siberia, Geol. Mag., Dec. IV, 8, 1901.
[23] Pruvost P., Le faune continentale du terrain houiller de la Belgique Mém. Mus. hist. Nat. Belgique, Mém., 44, 1930.
[24] Wehrli H., Die carbonische Süsswasserfauna der Zeche Baldur (Westfalen), Neues Jahrb. Min. Geol. und Pal., 69, Beil.-Bd. Abt. A. 1932.
[25] Zalessky M. D., Flores permiennes de la Plaine Russe, de l'Oural et du Bassin de Kousnetzk et les corrélations des dépots qui les contiennent, Проблемы палеонт., II—III, 1937.
[26] Zalessky M. D., Sur une division de l'Anthzacolitique continental du bassin de Kousnetzk d'après sa flore fossile, Проблемы палеонт., II—III, 1937.
[27] Zalessky M. D. und Tschirkowa H. Th., Phytostratigraphische Untersuchungen im Bereich der Kohlenführenden Schichten der Permischen Becken von Kusnezk und von Minussinsk in Sibirien, Palaeontogr. Stuttgart, 82, 1937.

D. M. FEDOTOV. THE PELECYPODA FROM THE COAL-BEARING DEPOSITS CHIEFLY FROM THE INDUSTRIAL DISTRICTS OF THE KUZNETSK BASIN

SUMMARY

The paper contains the results of the working-up of the Pelecypoda from the coal-bearing deposits, chiefly in the industrial districts of the northern and southern parts of the Kuznetsk Basin, as well as from the collections of B. Yavorsky, M. Neuburg, V. Skok and others. 26 forms are given with a brief description and among them three new species.

Anthraconauta krochalovskiensis sp. n. (Pl. II, fig. 2—5)

Diagnosis. Shell moderately-sized, trapezoidal, obliquely-oval, somewhat diagonally extended and slightly expanded at the posterior end, the concentric sculpture composed of numerous, thin, rough, sharp-topped ribs. The species bears certain resemblance to *Anthraconauta sibirica* (Ragozin).

In addition to this diagnosis one can say that the height of the shell of the posterior end of the hinge margin does not much exceed its length. The horizontal axis of the shell forms a small acute angle with the diagonal. Anterior part small, widely rounded, comparatively convex. Beaks weakly expressed. Hinge margin comparatively long, slightly convex, somewhat raised upwards towards the posterior end of the shell. Lower margin slightly convex. Shell thin-walled, flat, this being probably due to a posthumous change. Dimensions: length 26.5 mm height 15 mm? This species has some resemblance to *Anthraconauta*

sibirica (Ragozin), occurring in higher horizons. It differs from the latter by its shell being narrow, even in flattened specimens, and not much higher than half its length. The hinge margin is slightly upraised towards the posterior end. The shell of *Anthraconauta sibirica* (Ragozin) is high and short, the hinge margin strongly upraised at the posterior end.

Anthraconauta krochalovskiensis has been discovered in the Alykaeva beds of the Balakhonka series in the region of Krochalevsk.

Yavorskia skoki gen. n. sp. n. (Pl. II, fig. 8a — c)

Diagnosis. Shell shortly-rhomboidal or quadrangular in outline, large, convex. Beaks thick, displaced anteriorly and strongly curved in the same direction. Anterior part of the shell small, not high, posterior part large, expanded, with a convex posterior margin. Hinge margin short, lower margin showing a large sinus. Shell with a diagonal ridge; distinct radial ribs diverging fanlike, crossed by broad rings separated by concentric furrows.

The diagnosis of the species is the same. Dimensions: length along the horizontal axis, 27 mm; along the diagonal, 29.5 mm; height at the posterior end of the hinge margin, 23 mm; length of the hinge margin, not much above 10 mm. The genotype of the new genus is represented by the species: *Yavorskia skoki*. This new form is a very peculiar one and there are no analogous forms among the known species of Pelecypoda from the coal-bearing deposits of this period in any other part of the world. It has the appearance of a marine form. Discovered in the Ishanova beds of Balakhonka series in the region of the village Borovaia.

Posidoniella (?) *orestovi* sp. n. (Pl. IV, fig. 10)

Diagnosis. Shell elongated-oval, almond-shaped, convex; height a little less than half its length; beaks thick, hinge margin straight, short, equal to one third of the shells length; anterior margin nearly straight, concentric ridges on the surface broad.

Dimensions: length 9.5 mm; height 4.5 mm; length of hinge margin 3 mm. This species has a certain external resemblance to *Naiadites* (?) *pheliciae* Ragozin, which occurs in considerably earlier deposits (in Balakhonka series). *Posidoniella* (?) *orestovi* has been discovered in Kuznetsk sub-series of Bezugolnaia (Coalless) series in Kemerovo region.

The geological distribution of the Pelecypoda investigated in this work, is as follows:

In Balakhonka series have been found: 1) in Alykaeva beds:

1. *Posidoniella kumpani* Fedotov. 2. *Posidonomya magniforma* (Ragozin). 3. *Mrassiella oblonga* Ragozin. 4. *Anthracomya neuburgi* Fedotov. 5. *Anthracomya* (?) *balakchonskiensis* (Ragozin). 6. *Anthraconauta flagitiosa* (Ragozin). 7. *Anthraconauta* cf. *minuta* (Ragozin). 8. *Anthraconauta krochalovskiensis* sp. n. 9. *Anthraconauta* cf. *longa* (Ragozin).

10. *Anthraconauta* sp. indet. with *Spirorbis*. 11. *Angarodon kumsassiensis* (Ragozin). 12. *Angarodon* sp. aff. *kumsassiensis* Ragozin. 2) in Ishanova beds: *Yavorskia skoki* gen. n. sp. n. 3) in Kemerova beds: 1. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). 2. *Anthraconauta* cf. *kemeroviensis* Fedotov. 3. *Anthraconauta sibirica* (Ragozin). 4. *Anthraconauta anthracomyoides* Fedotov. 5. *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin.

In Bezugolnaia series (Kuznetsk sub-series) have been found:

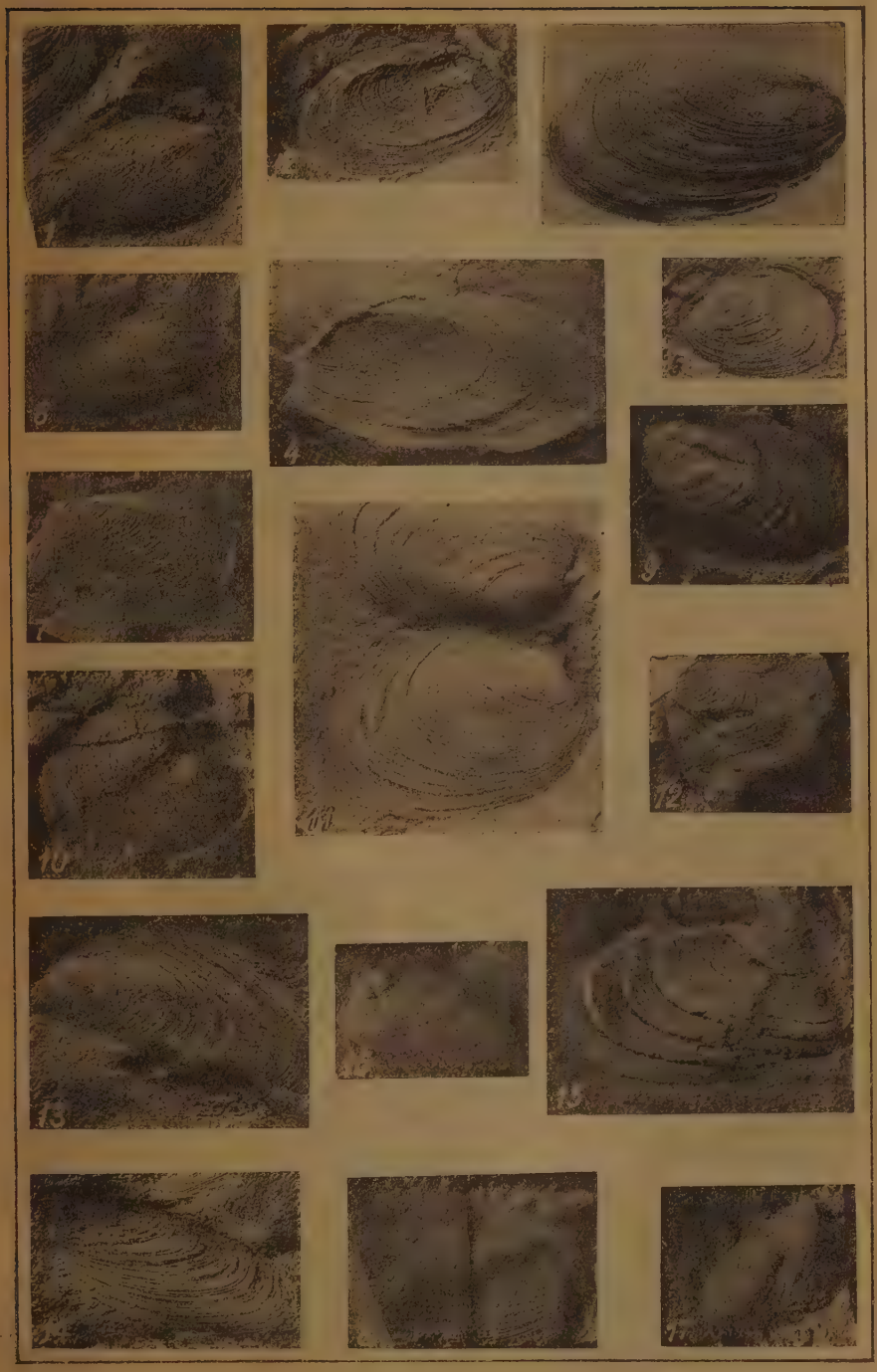
1. *Posidoniella* (?) *orestovi* sp. n. 2. *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin. 3. *Anthraconauta* cf. *kemeroviensis* Fedotov. 4. *Anthraconauta sibirica* (Ragozin).

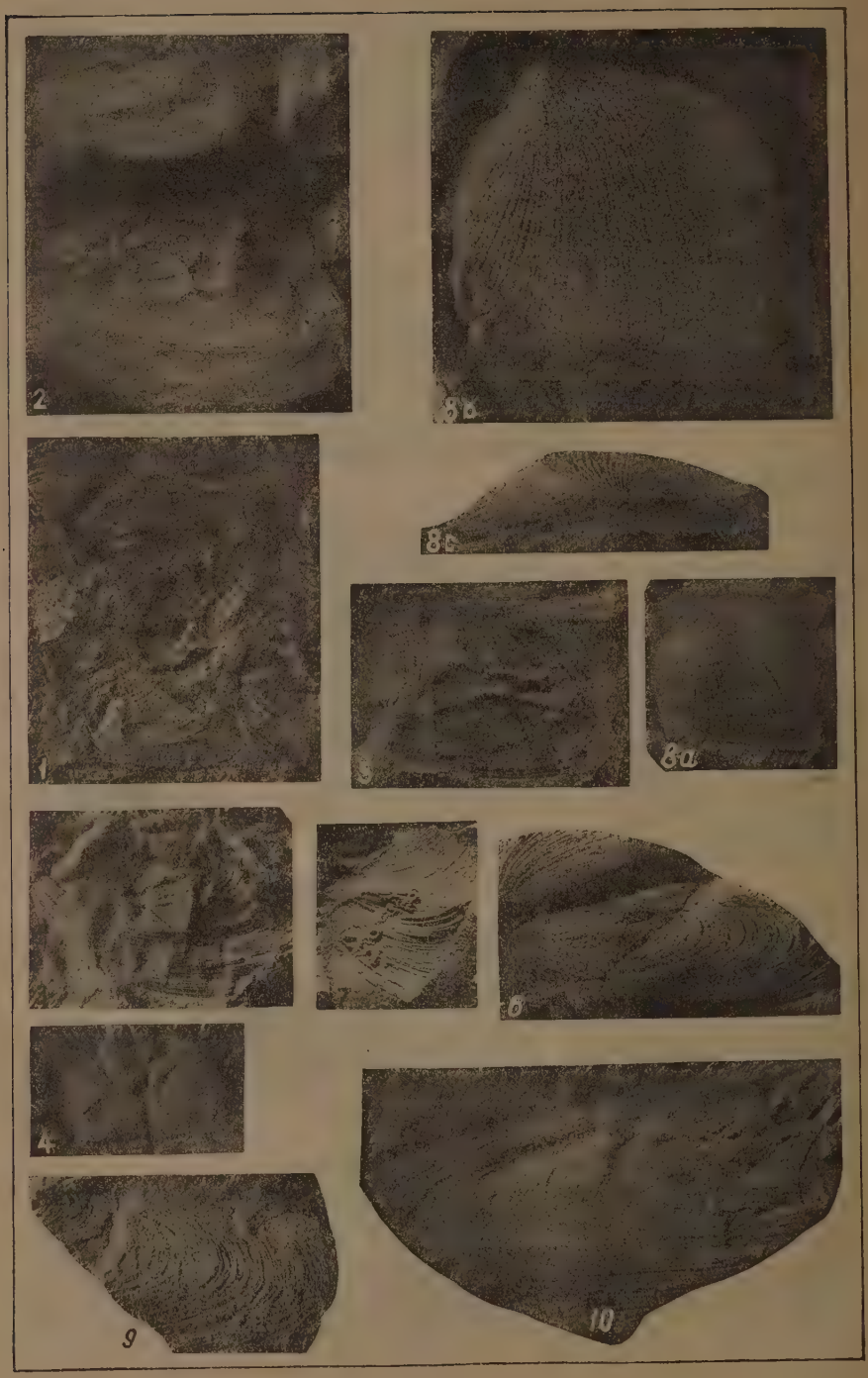
In Iljinskaia sub-series of Kolchugino series has been found: *Palaeanodonta kuznetskiensis* Fedotov, and in Erunakova sub-series: 1. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. 2. *Anthraconauta pseudophillipsi* Fedotov. 3. *Anthraconauta* sp. aff. *pseudophillipsi* Fedotov. 4. *Abiella subovata* (Jones). 5. *Abiella* cf. *tomiensis* (Ragozin). 6. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov.

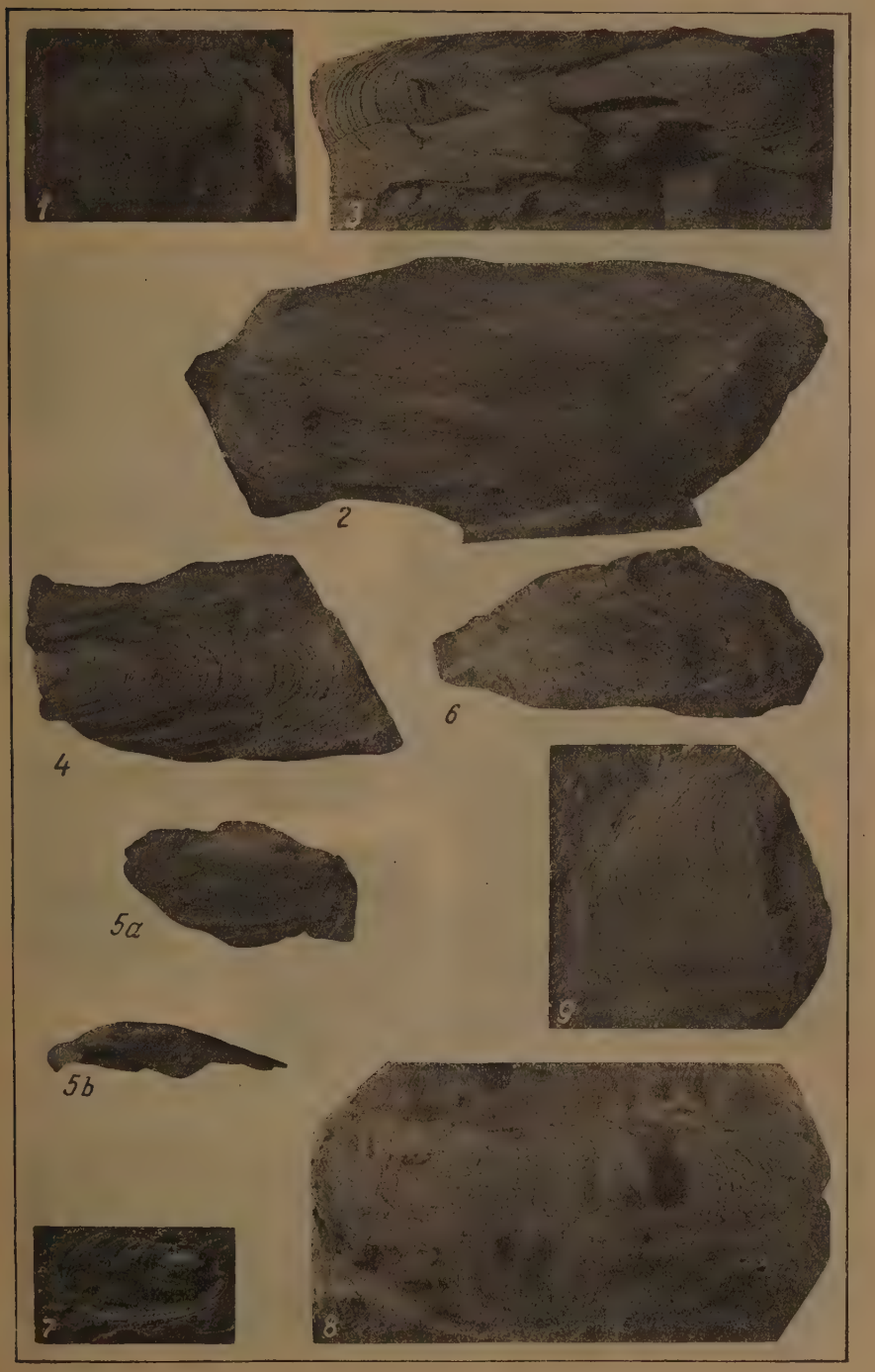
This and the preceding (1937) works of the author on the Pelecypoda from the coal-bearing deposits of the Kuznetsk Basin give a paleozoological basis for the Mazurova, Alykaeva, Ishanova and Kemerova beds of the productive part of Balakhonka series, Kuznetsk sub-series of Bezugolnaia series, Iljinskaia and Erunakova sub-series of Kolchugino series, confirming the subdivisions of the stratigraphical schema of the Kuznetsk Basin presented by Yavorsky, Fomitchev and others. Having accepted the parallelization of the stratigraphical schema of the southern part of Kuznetsk Basin by Chachlov (1935) with the stratigraphical schema of the Basin by Yavorsky and Fomitchev, we can complete the author's data by those of Ragozin on the Pelecypoda from the southern part of the Basin. Then the Intermediary beds of the Balakhonka series and the Krasnoyarka sub-series of the Bezugolnaia series in the southern part of the Basin also acquire a certain paleozoological basis. Considerations on the supposed age of coal-bearing deposits, the Uppermost Carboniferous and Lower-Permian for the Balakhonka series and Upper-Permian for Bezugolnaia and Kolchugino series, advanced by the author in a preceding work (1937) and in the theses of the reports to the XVII International Geological Congress are corroborated by new data of other authors for other groups of animals (Yanishevsky, 1935; Licharev, 1935; Spizharsky, 1937) and for paleophytology (Zalessky, 1933—1937; Neuburg, 1934). Ragozin's opinion about the carboniferous age of coal-bearing deposits in Kuznetsk Basin (from C_2^2 to the tops of the Westphalian) cannot be considered as having any foundation.

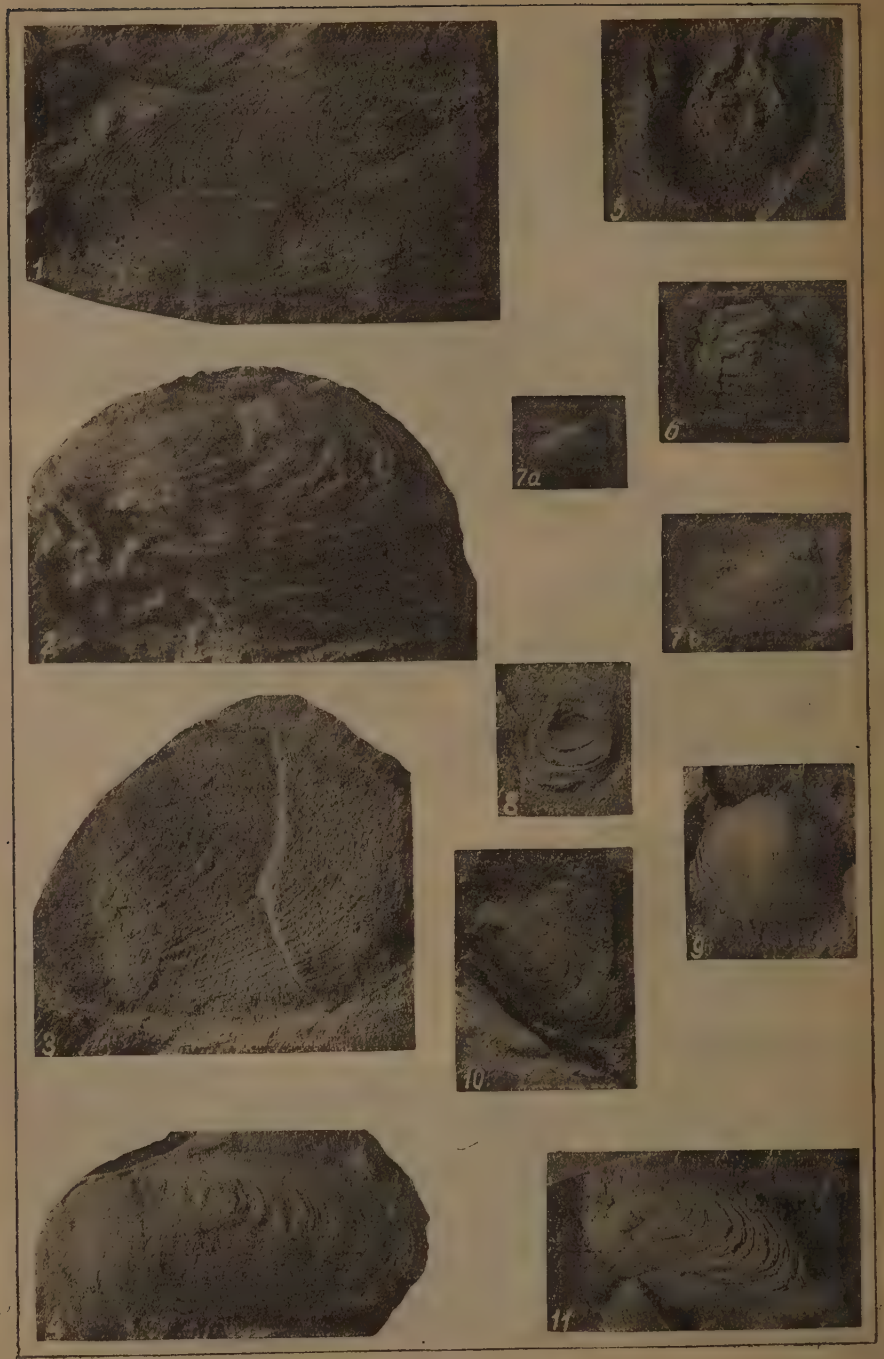
Таблица I

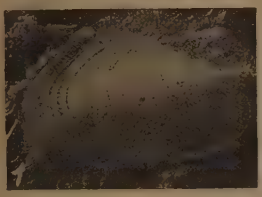
Plate I



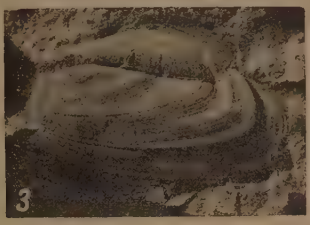

2
8b
1
8c
3
8a
4
6
10
9


1
3
2
4
6
5a
9
5b
8
7


1
5
6
7a
2
7b
8
9
3
10
4
11

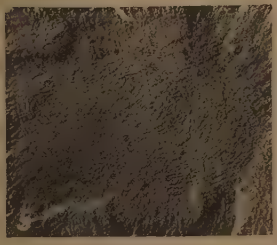

1

2


3

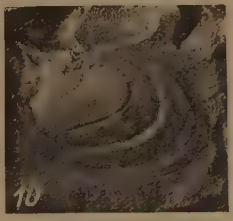
4a

4b


5

7

6


10

11

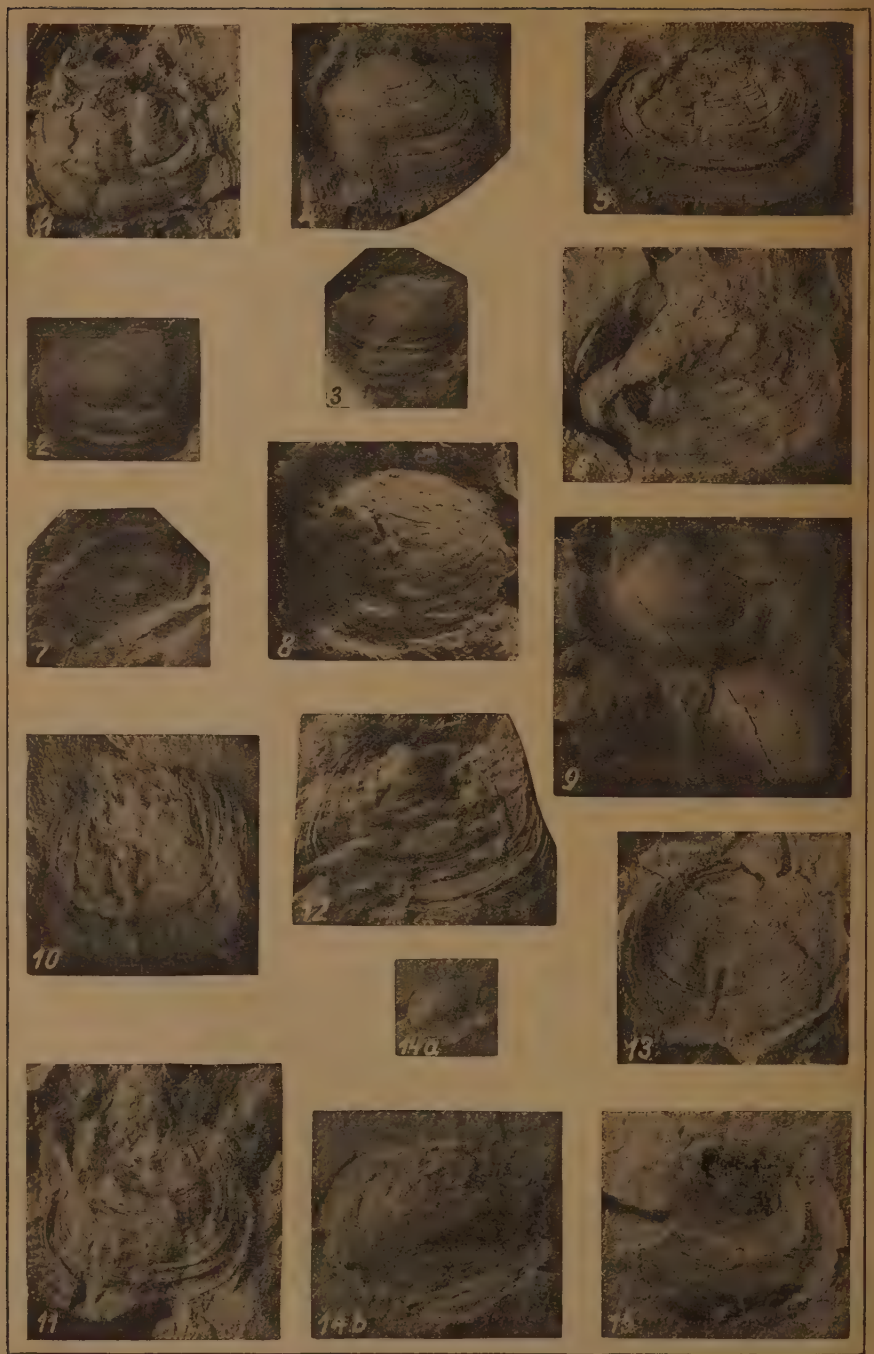

1
4
5
2
3
6
8
7
9
10
12
13
14a
11
14b
14c

Таблица I

Фиг. 1. *Mrassiella oblonga* Ragozin. Стр. 2. Правая створка. X 2. Речка Бируля пл. 45—5-В, обр. № 11, канава 8, алыкаевская толща (?) балахон. свиты Барзасская геол.-разв. партия 1934 г.

Фиг. 2. *Mrassiella oblonga* Ragozin. Стр. 2. Отпечаток левой створки с внутр. стороны. X 2. Оттуда же, что и фиг. 1.

Фиг. 3. *Mrassiella oblonga* Ragozin. Стр. 2. Неполная прав. створка. X 2. Лев. бер. реки Томи, сейчас же выше устья рч. Солдатки, выше г. Кузнецка, песчаные сланцы, алыкаев. тол. балахон. св., М. Ф. Нейбург, 1929.

Фиг. 4. *Mrassiella oblonga* Ragozin. Стр. 2. Отпечаток прав. створки с внутр. стороны. X 2. Оттуда же, что и фиг. 3.

Фиг. 5. *Mrassiella oblonga* Ragozin. Стр. 2. Левая створка. X 2. Русло рч. Сев. Уньги, выше 1-го лога с рч., выше дер. Черемычкиной, песчаные сл., алыкаев. тол., балахон. св., М. Ф. Нейбург, 1929.

Фиг. 6. *Mrassiella oblonga* Ragozin. Стр. 2. Скульптурное ядро правой створки. X 3. Анжеро-Судженское рудоуправл., подземн., скважина 13, гориз. 130.10—140.11 м, обр. № 19а, алыкаевско-промежуточная тол. балахон. св., 1934 г.

Фиг. 7. *Mrassiella oblonga* Ragozin. Стр. 2. Левая створка. X 2. Речка Кайгур, пл. 45—5-В, обр. № К-5, алыкаев. тол. (?) балахон. св. Барзас. геол.-разв. партия 1934 г.

Фиг. 8. *Anthracomya neuburgi* Fedotov. Стр. 3. Часть ядра прав. створки. X 2. Посел. Курганский, 1-е искривление скваж. 12, глуб. 63.04—63.72 м, обр. № 27, алыкаевская толща балахон. св., Н. М. Белянин.

Фиг. 9. *Anthracomya* (?) *balakchonskiensis* (Ragozin). Стр. 3. Левая створка. X 3. Рч. Бируля, пл. 45—5-В, канава 7, обр. № 9, глин. сланец, алыкаевская (?) тол. балахон. св. Барзас. геол.-разв. партия 1934 г.

Фиг. 10. *Anthraconauta flagitiosa* (Ragozin). Стр. 4. Ядро прав. створки. X 2. Рч. Бируля, пл. 45—5-В, обр. № Б-15, углисто-глин. сланцы, алыкаев. (?) тол. балахон. св. Барзас. геол.-разв. партия 1934 г.

Фиг. 11. *Anthraconauta flagitiosa* (Ragozin). Стр. 4. Обе створки. X 2 Выше г. Кузнецка, лев. бер. р. Томи, сейчас же выше устья рч. Солдатки, песчан. сланцы, алыкаев. тол. балахон. св. М. Ф. Нейбург, 1929.

Фиг. 12. *Anthraconauta flagitiosa* (Ragozin). Стр. 4. Ядро части лев. створки. X 2. Оттуда же, что и фиг. 10.

Фиг. 13. *Anthraconauta* cf. *minuta* (Ragozin). Стр. 5. Ядро лев. створки. X 2. Рч. Бируля, пл. 45—5-В, обр. № Б-15, углисто-глин. сланцы, алыкаев. (?) толща балахон. св. Барзас. геол.-разв. партия 1934 г.

Фиг. 14. *Anthraconauta* cf. *minuta* (Ragozin). Стр. 5. Отпечаток правой створки. Оттуда же, что и фиг. 13.

Фиг. 15. *Angarodon kumsassiensis* Ragozin. Стр. 8. Правая створка. X 4. Лев. бер. р. Б. Камышной, выше дер. Ишановой, пл. 28-В, канава 4-я Ишанов. разведки, обр. № 243, серые глинист. сланцы, алыкаев. тол. балахон. св., В. Д. Фомичев, 1928.

Фиг. 16. *Angarodon kumsassiensis* Ragozin. Стр. 8. Левая створка. X 4. Оттуда же, что и фиг. 15.

Фиг. 17. *Angarodon kumsassiensis* Ragozin. Стр. 8. Ядро правой створки. X 4. Речка Кайгур, пл. 45—5-В, обр. № К-3, алыкаев. (?) тол. балахон. св. Барзас. геол.-разв. партия 1934 г.

Plate I

Fig. 1. *Mrassiella oblonga* Ragozin. P. 2. Right valve. X 2. Rivulet Birula, Sheet 45 — 5-B, from trench N. 8, Alykaeva (?) beds of Balakhonka series.

Fig. 2. *Mrassiella oblonga* Ragozin. P. 2. Impression of the interior of a left valve. X 2. Same locality as fig. 1.

Fig. 3. *Mrassiella oblonga* Ragozin. P. 2. Incomplete right valve. X 2. Left bank of the Tom river, just above the mouth of Soldatka river, upstream of Kuznetsk City, arenaceous shales, Alykaeva beds of Balakhonka series.

Fig. 4. *Mrassiella oblonga* Ragozin. P. 2. Impression of the interior of a right valve. — X 2. Same locality as fig. 3.

Fig. 5. *Mrassiella oblonga* Ragozin. P. 2. Left valve. X 2. Bed of North Unga rivulet, above the 1st Ravine with rivulet, upstream of Village Tcheremichkino, arenaceous shales, Alykaeva beds of Balakhonka series.

Fig. 6. *Mrassiella oblonga* Ragozin. P. 2. Sculptural cast of a right valve. X 3. Mine-administration of Angero-Sudjensk, underground bore-hole 13, horizon from 130.10 to 140.11 mt., Alykaeva-Intermediary beds of Balakhonka series.

Fig. 7. *Mrassiella oblonga* Ragozin. P. 2. Left valve. X 2. Kajgur rivulet, sheet 45 — 5-B. Balakhonka series.

Fig. 8. *Anthracomya neuburgi* Fedotov. P. 3. Portion of a cast of right valve. X 2. Kurganski settlement, bore-hole 12, depth 63.04—64.72 mt., Alykaeva (?) beds of Balakhonka series.

Fig. 9. *Anthracomya* (?) *balakchonskiensis* Ragozin. P. 3. Left valve. X 3. Birula rivulet, sheet 45—5-B, trench 7, argilaceous shale, Alykaeva (?) beds of Balakhonka series.

Fig. 10. *Anthraconauta flagitiosa* (Ragozin). P. 4. Cast of a right valve. X 2. Birula rivulet sheet 45—5-B. Carbon-argilaceous shales, Alykaeva (?) beds of Balakhonka series.

Fig. 11. *Anthraconauta flagitiosa* (Ragozin). P. 4. Both valves. X 2. Upstream of Kuznetsk city, left bank of the Tom river, just above the mouth of Soldatka river, arenaceous shales, Alykaeva beds of Balakhonka series.

Fig. 12. *Anthraconauta flagitiosa* (Ragozin). P. 4. Cast of part of a left valve. X 2. Same locality as fig. 10.

Fig. 13. *Anthraconauta* cf. *minuta* (Ragozin). P. 5. Cast of a left valve. X 2. Birula rivulet, sheet 45—5-B, carbon-argilaceous shales, Alykaeva (?) beds of Balakhonka series.

Fig. 14. *Anthraconauta* cf. *minuta* (Ragozin). P. 5. Impression of a right valve. X 2. Same locality as fig. 15.

Fig. 15. *Angarodon kumsassiensis* Ragozin. P. 8. Right valve. X 4. Left-bank of B. Kamyshnaia river, upstream Ishanovo village, sheet 28-B, trench N. 4 of the Ishanovo explanation service, gray argilaceous shales, Alykaeva beds of Balakhonka series.

Fig. 16. *Angarodon kumsassiensis* Ragozin. P. 8. Left valve. X 4. Same locality as fig. 15.

Fig. 17. *Angarodon kumsassiensis* Ragozin. P. 8. Cast of a right valve. X 4. Kajgur rivulet, sheet 45—5-B. Balakhonka series.

Таблица II

Фиг. 1. *Angarodon* sp. aff. *kumsassiensis* Ragozin. Стр. 9. Отпечатки нескольких створок. X 3. Анжеро-Суджен. рудоуправ., поверхн. скваж. 12, глуб. 155.06—159.17 м, обр. № 13, аргиллит нормальн., алыкаев.-промежут. толща балахон. св. 1934 г.

Фиг. 2. *Anthraconauta krochalovskiensis* sp. n. Стр. 6. Экземпляр с частично сохранившимися стенками левой створки. X 2. Крохалевский участок, скваж. 179 глуб. 190.00—192.00 м, алыкаев. тол. балахон. св. Голотип.

Фиг. 3. *Anthraconauta krochalovskiensis* sp. n. Стр. 6. Часть лев. створки. X 2. Оттуда же, что и фиг. 2. Паратип.

Фиг. 4. *Anthraconauta krochalovskiensis* sp. n. Стр. 6. Кусок передней части прав. створки. X 2. Оттуда же, что и фиг. 2 и 3. Паратип.

Фиг. 5. *Anthraconauta krochalovskiensis* sp. n. Стр. 6. Отпечаток прав. створки. X 2. Оттуда же, что и фиг. 2—4. Паратип.

Фиг. 6. *Anthraconauta* cf. *longa* (Ragozin). Стр. 7. Ядро двух створок. XI $1^1/_2$. Крохалевский участ., скваж. 180, гориз. 188.00, алыкаев. тол. балахон. свиты.

Фиг. 7. *Anthraconauta* sp. indet. Стр. 7. Часть створки с трубками спирорбис. X 2. Рч. Бируля, пл. 45—5-B, канава 4-я, обр. № 8, алыкаев. (?) тол. балахон. св. Барзас. геол.-разв. партия 1934 г.

Фиг. 8. *Yavorskia skoki* gen. n. sp. n. Стр. 9. Левая створка. 8*a* — нат. вел., 8*b* — сбоку, X 2, 8*c*—сверху, X 2. Р-ндер. Боровой, пл. 45—17-3, скваж. 255, глуб. 110.60 м, бор. № 1465, низы ишановской тол. балахон. св. Кемерово-Алтайская партия 1933 г., В. И. Скок. Голотип.

Фиг. 9. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). Стр. 11. Задняя часть ядра левой створки. Нат. вел. Прокопьевский р-н, V Внутренний пл. (почва), скваж. 273, глуб. 118.50 м, кемеров. тол. (верхняя часть балахон. св.), обр. № 1810.

Фиг. 10. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). Стр. 11. Задняя часть ядра прав. створки. X $1^1/_2$. Прокопьевский р-н, IV Внутренний пл., выше кровли 11 м, скваж. 332 bis, глуб. 144.00 м, кемеров. тол. балахон. св., обр. № 15.

Plate II

Fig. 1. *Angarodon* sp. aff. *kumsassiensis* Ragozin. P. 9. Impressions of several valves. X 3. Mine administration of Angero-Sudjensk, bore-hole (superficial) 42, depth from the horizon 155.06 to 159.17 mt., argillite normal, Alykaeva-Intermediary beds of Balakhonka series.

Fig. 2. *Anthraconauta krochalovskiensis* sp. n. P. 6. Specimen with the left valve walls partly preserved. X 2. Krochalevsky region, bore-hole 179, depth 190.00—192.00 mt., Alykaeva bed of Balakhonka series. Holotype.

Fig. 3. *Anthraconauta krochalovskiensis* sp. n. P. 6. Portion of a left valve. X 2. Same locality as fig. 2. Paratype.

Fig. 4. *Anthraconauta krochalovskiensis* sp. n. P. 6. A piece of the anterior part of a right valve. X 2. Same locality as fig. 2 and 3. Paratype.

Fig. 5. *Anthraconauta krochalovskiensis* sp. n. P. 6. Impression of a right valve. X 2. Same locality as fig. 2—4. Paratype.

Fig. 6. *Anthraconauta* cf. *longa* (Ragozin). P. 7. Cast of two valves. X $1^1/_2$. Krochalevsky region, bore-hole 180, horizon 188.00 mt., Alykaeva beds of Balakhonka series.

Fig. 7. *Anthraconauta* sp. indet. P. 7. Portion of a valve with Spirorbis. X 2. Birula rivulet, sheet 45—5-B, trench 4, Alykaeva (?) beds of Balakhonka series.

Fig. 8. *Yavorskia skoki* gen. n. sp. n. P. 9. Left valve 8a—side view Natural size; 8b—side view, X 2; 8c — top view. X 2. Borovaia Village, sheet 45—17-B, bore-hole 255, depth 110.60 mt., basal parts of Ishanova beds of Balakhonka series. Holotype.

Fig. 9. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). P. 11. Posterior part of cast of a left valve. Nat. size. Prokopievsk region. Vth Interior coal-seam (soil), bore-hole 273, depth 118.50 mt., Upper part of Balakhonka series.

Fig. 10. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). P. 11. Posterior part of a cast of a right valve. X $1^1/_2$. Prokopievsk region, IVth Interior coal-seam, 11 mt. above the top, borehole 332 bis, depth 144.00 mt., Kemerovo beds of Balakhonka series.

Таблица III

Фиг. 1. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). Стр. 11. Левая створка. Нат. вел. Прав. бер. р. Томи, между рудн. Первомайским и рч. Порывайкой, самые верхи балахон. св., обр. № 167, М. Ф. Нейбург, 1935 г.

Фиг. 2. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). Стр. 11. Часть ядра прав. створки. Нат. вел. Кемеровский р-н, лев. бер. рч. Глухой, к северу от дер. Салтыковой, канава 2-я, самые верхи балахон. свиты, обр. № 55, П. Н. Васюхичева, 1935.

Фиг. 3. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). Стр. 11. Прав. створка. Нат. вел. Завьяловский р-н, в С.-З. углу бассейна, дер. Титова, лев. бер. рч. Бормотушки, самые верхи балахон. св., обр. № 46, М. Ф. Нейбург, 1935.

Фиг. 4. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). Стр. 11. Задняя часть лев. створки. Нат. вел. Оттуда же, что и фиг. 3.

Фиг. 5. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). Стр. 11. Передняя часть прав. створки. 5*a* — сбоку, 5*b* — сверху. Оттуда же, что и фиг. 3 и 4.

Фиг. 6. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). Стр. 11. Лев. створка. Нат. вел. Оттуда же, что и фиг. 3—5.

Фиг. 7. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). Стр. 11. Правая створка. X 2. Оттуда же, что и фиг. 3—6.

Фиг. 8. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). Стр. 11. Лев. створка. X $1^1/_2$. Прокопьевский р-н, скваж. 342, глуб. 17.00 м, IV Внутренний пл., кровля, верхняя часть балахон. св., обр. № 8.

Фиг. 9. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). Стр. 11. Задняя часть ядра прав. створки. X $1^1/_2$. Прокопьевский р-н, скваж. 280, глуб. 197.00 м, балахон. свита (H^3_1), обр. № 1790.

Plate III

Fig. 1. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). P. 11. Left valve. Nat. size. Right bank of the Tom river, between the Pervomajsky mine and the rivulet Poryvajka, topmost part of Balakhonka series.

Fig. 2. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). P. 11. Portion of cast of a right valve. Nat. size. Kemerovo region, left bank of Gluchoj rivulet, to the North of Village Saltykova, trench No. 2, topmost part of Balakhonka series.

Fig. 3. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). P. 11. Right valve. Nat. size. Zavialov region, in the N.-W. corner of the basin, Village Titovo, left bank of Bormotushka rivulet 4 klm from the Village, topmost part of Balakhonka series.

Fig. 4. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). P. 11. Posterior part of a left valve. Nat. size. Same locality as fig. 3.

Fig. 5. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). P. 11. Anterior part of a right valve. 5a — side view, 5b — top view. Nat. size. Same locality as fig. 3 and 4.

Fig. 6. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). P. 11. Left valve. Nat. size. Same locality as fig. 3—5.

Fig. 7. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). P. 11. Right valve. X 2. Same locality as fig. 3—6.

Fig. 8. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). P. 11. Left valve. X $1^1/_2$. Prokopievsk region, bore-hole 342, depth 17.00 mt. IV Interior coal-seam (the top), upper part of Balakhonka series.

Fig. 9. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). P. 11. Posterior part of cast of a right valve. X $1^1/_2$. Prokopievsk region, bore-hole 280, depth 197.00 mt., Balakhonka series (H^3_1).

Таблица IV

Фиг. 1. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). Стр. 12. Отпечаток задней части левой створки и кусок ядра правой. X $1^1/_2$. Прокопьевский р-н, скваж. 304, глуб. 80.00 м, кровля IV Внутренн. пл., обр. № 4231.

Фиг. 2. *Anthraconauta* cf. *kemeroviensis* Fedotov. Стр. 12. Часть ядра с левой стороны. X 2. Прокопьевский р-н, скваж. 280, глуб. 251.00 м, верхняя часть балахон. св. (H^3_1), обр. № 2085.

Фиг. 3. *Anthraconauta sibirica* (Ragozin). Стр. 13. Ядро с левой стороны. X 2. Прокопьевский р-н, скваж. 280, глуб. 274.26 м, верхн. часть балахон. св. (H^3_1), обр. № 2082.

Фиг. 4. *Anthraconauta anthracomyoides* Fedotov. Стр. 13. Ядро с лев. стороны. Нат. вел. Кемеровский р-н, скваж. 92, глуб. 110.00 м, самые верхи балахон. св. Ягуновская геол.-разв. партия, 1932.

Фиг. 5. *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin. Стр. 14. Прав. створка. X 4. Р-н дер. Камышной, по логу, впадающему с лев. ст. у дер. Ишановой, глинист. сланцы, верхи. часть балахон. св. В. И. Яворский, 1933.

Фиг. 6. *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin. Стр. 14. Левая створка. X 4. Завьяловский р-н, в С.-З. углу бассейна, дер. Титова, лев. бер. рч. Бормотушки, самые верхи балахон. св., обр. № 47, М. Ф. Нейбург, 1935.

Фиг. 7. *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin. Стр. 14. Ядро лев. створки. Фиг. 7а-X 2, фиг.

7b-X 3. Кемеровский р-н, скваж. 58, глуб. 62.86 м, в 100 м выше Кемеровского пл., нижняя часть безугольн. св., обр. № 206, Ермаков. партия, В. И. Скок.

Фиг. 8. *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin. Стр. 14. Левая створка с внутренн. ст. X 3. Оттуда же, что и фиг. 7.

Фиг. 9. *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin. Стр. 14. Ядро. X 4. Кемеровский р-н, прав. бер. р. Томи, в слое выше Кемеровского пл. на 35.33 м, глинист. сланцы, нижняя часть безугольн. св. В. А. Орестов, 1929.

Фиг. 10. *Posidoniella* (?) *orestovi* sp. n. Стр. 15. Ядро с лев. стороны. X 3. Кемеровский р-н, прав. бер. р. Томи, в слое выше Кемеровского пл. на 31.69 м, глинист. сланцы, нижняя часть безугольн. св., В. А. Орестов, 1929. Голотип.

Фиг. 11. *Palaeanodonta kuznetskiensis* Fedotov. Стр. 16. Левая створка. Нат. вел. Лев. бер. р. Томи, ниже с. Ильинского, ниже рч. Петриковой м. на 470, ильинская подсвита кольчугин. св., обр. № 72, М. Ф. Нейбург, 1935.

Plate IV

Fig. 1. *Anthraconauta gigantea* (Ragozin). P. 11. Impression of the posterior part of a left valve and the piece of a cast of right valve. X $1^1/_2$. Prokopievsk region, bore-hole 304, depth 80.00 mt., the top of the IV Interior coal-seam.

Fig. 2. *Anthraconauta* cf. *kemeroviensis* Fedotov. P. 12. Portion of a cast viewed from the left side. X 2. Prokopievsk region, bore-hole 280, depth 251.00 mt. upper part of Balakhonka series (H_1^3).

Fig. 3. *Anthraconauta sibirica* (Ragozin). P. 13. Cast viewed from the left side. X 2. Prokopievsk region, bore-hole 280, depth 274.26 mt., top part of Balakhonka series (H_1^3).

Fig. 4. *Anthraconauta anthracomyoides* Fedotov. P. 13. Cast viewed from the left side. Nat. size. Kemerovo region, bore-hole 92, depth 110.00 mt., topmost part of Balakhonka series.

Fig. 5. *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin. P. 14. Right valve. X 4. Kamyshnaia Village region, along the Ravine joining on the left at Ishanova Village, argilaceous shales, top part of Balakhonka series.

Fig. 6. *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin. P. 14. Left valve. X 4. Zavialov region (N.-W. corner of the basin), Titovo village, left bank of Bormotushka rivulet, 4 klm. from the Village, topmost part of Balakhonka series.

Fig. 7. *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin. P. 14. Cast viewed from the left side, fig. 7a — X 2, fig. 7b — X 3. Kemerovo region, bore-hole 58, depth 62.86 mt., 100 mt. above Kemerovo seam, lower part of Bezugolnaia series.

Fig. 8. *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin. P. 14. Left valve from the interior side. X 3. Same locality as fig. 7.

Fig. 9. *Abiella* cf. *ussovi* Ragozin. P. 14. Cast. X 4. Kemerovo region, right bank of the Tom river, in a layer 35.33 mt. above Kemerovo seam, argilaceous shales, lower part of Bezugolnaia series.

Fig. 10. *Posidoniella orestovi* sp. n. P. 15. Cast viewed from the left side. X 3. Kemerovo region, right bank of the river Tom, in a layer 31.69 mt., above Kemerovo seam, argilaceous shales, lower part of Bezugolnaia series. Holotype.

Fig. 11. *Palaeqnodonta kuznetskiensis* Fedotov. P. 14. Left valve. Nat. size. Left bank of the Tom river, about 470 mt. downstream Ilyinskaia Village and Petrikovo rivulet, Ilyinskaia sub-series of Kolchugino series.

Таблица V

Фиг. 1. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. Стр. 16. Скульптурное ядро прав. створки. X 3. Скваж. 91, глуб. 54.01 м, обр. 649. Н.-и. угольн. и-т Кузбассугля.

Фиг. 2. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. Стр. 16. Прав. створка (ядро). X 2. Скваж. 109, глуб. 48.90 м, обр. № 851. Н.-и. угольн. и-т Кузбассугля.

Фиг. 3. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. Стр. 16. Прав. створка. X $1^1/_2$. Скваж. 81, глуб. 161.60 м, обр. № 503. Н.-и. угольн. и-т Кузбассугля.

Фиг. 4. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. Стр. 16. Фиг. 4а — ядро правой створки с частично сохранив. стенками раковины, фиг. 4b — отпечаток того же экз. X $1^1/_2$. Скваж. 109, глуб. 48.90 м, обр. № 834. Н-и. угольн. и-т Кузбассугля.

Фиг. 5. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. Стр. 16. Лев. створка. X 3. Скваж. 69, глуб. 149.20 м, обр. № 40[illegible], Н.-и. угольн. и-т Кузбассугля.

Фиг. 6. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. Стр. 16. Лев. створка. X 3. Ленинск, скваж. 179, глуб. 186.50 м, 20 м от кр. пл. Веретеновского, ерунаковская подсвита кольчугин. св., обр. № 510. Геол.-разв. отд. Рудоуправления.

Фиг. 7. *Anthraconauta pseudophillipsi* Fedotov. Стр. 17. Лев створка. X 3. Ленинск, скваж. 88, глуб. 123.82 м, обр. № 3109.

Фиг. 8. *Anthraconauta pseudophillipsi* Fedotov. Стр. 17. Прав. створка. X 3. Лев. бер. р. Томи, в 200 м ниже рч. Попихи, Ерунаковский разрез, ерунаков. подсвиты кольчугин. св., обр. № 106, М. Ф. Нейбург, 1935.

Фиг. 9. *Anthraconauta pseudophillipsi* Fedotov. Стр. 17. Прав. створка. X 3. Оттуда же, что и фиг. 8.

Фиг. 10. *Anthraconauta* sp. aff. *pseudophillipsi* Fedotov. Стр. 17. Ядро с лев. стороны. X 3. Ленинск, скваж. 185, глуб. 278.85 м, 50 м от кр. пл. 9-го Поджуринского, ерунаков. подсвита кольчугин св., обр. № 783. Геол.-разв. отд. Рудоупр.

Фиг. 11. *Anthraconauta* sp. aff. *pseudophillipsi* Fedotov. Стр. 17. Ядро с лев. стороны. X 3. Оттуда же, что и фиг. 10.

Фиг. 12. *Anthraconauta* sp. aff. *pseudophillipsi* Fedotov. Стр. 17. Ядро с прав. стороны. Оттуда же, что и фиг. 10—11.

Plate V

Fig. 1. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. P. 16. Sculptural cast of a right valve. X 3. Bore-hole 91, depth 54.01.

Fig. 2. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. P. 16. Right valve (cast). X 2. Bore-hole 109, depth 48.90 mt.

Fig. 3. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. P. 16. Right valve. X $1^1/_2$. Bore-hole 81, depth 161.60 mt.

Fig. 4. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. P. 16.

Fig. 4a — cast of a right valve with the walls of the shell partly preserved, fig. 4— impression of the same specimen. X $1^1/_2$. Bore-hole 109, depth 48.90 mt.

Fig. 5. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. P. 16. Left valve. X 3. Bore-hole 69, depth 149.20 mt.

Fig. 6. *Anthraconauta iljinskiensis* Fedotov. P. 16. Left valve. X 3. Leninsk, bore-hole 179, depth 186.50 mt., 20 mt. from the top of the coal-seam Veretenovsky, Erunakova subseries of Kolchugino series.

Fig. 7. *Anthraconauta pseudophillipsi* Fedotov. P. 17. Left valve. X 3. Leninsk, bore-hole 88, depth 123.82 mt.

Fig. 8. *Anthraconauta pseudophillipsi* Fedotov. P. 17. Right valve. X 3. Left bank of the Tom river, Erunakovo section, 200 mt. downstream the Popicha rivulet, Erunakova subseries of Kolchugino series.

Fig. 9. *Anthraconauta pseudophillipsi* Fedotov. P. 17. Right valve. X 3. Same locality as fig. 8.

Fig. 10. *Anthraconauta* sp. aff. *pseudophillipsi* Fedotov. P. 17. Cast viewed from the left side. X 3. Leninsk, bore-hole 185, depth 278.85 mt. 50 mt. from the top of the coalseam 9th Podjurinsky, Erunakova sub-series of Kolchugino series.

Fig. 11. *Anthraconauta* sp. aff. *pseudophillipsi* Fedotov. P. 17. Cast viewed from the left side. X 3. Same locality as fig. 10.

Fig. 12. *Anthraconauta* sp. aff. *pseudophillipsi*. P. 17. Cast viewed from the right side X 3. Same locality as fig. 10 and 11.

Таблица VI

Фиг. 1. *Abiella subovata* (Jones). Стр. 18. Прав. створка. X 3. Ленинск, скваж. 165, глуб. 141.08 м, 4 м от кр. пл. Семейного, ерунаков. подсвита кольчугин. св., обр. № 399, геол.-разв. отд. Рудоупр.

Фиг. 2. *Abiella subovata* (Jones). Стр. 18. Ядро с частью стенок правой створки. X 3. Ленинск, скваж. 169, глуб. 159.20 м, 15 м от почвы пл. 5-го Поджуринского, ерунаков. подсвита кольчугин. св. обр. № 473, геол.-разв. отд. Рудоупр.

Фиг. 3. *Abiella subovata* (Jones). Стр. 18. Часть ядра лев. створки. X 3. Оттуда же, что и фиг. 2.

Фиг. 4. *Abiella subovata* (Jones). Стр. 18. Скульптурн. ядро лев. створки. X 2. Скваж. 1 в колхозе, глуб. 35.50 м. обр. № 806. Н.-и. угольн. и-т Кузбассугля.

Фиг. 5. *Abiella subovata* (Jones). Стр. 18. Лев. створка. X 3 Скваж. 68, глуб. 156.00 м, обр. № 401. Н.-и. угольн. и-т Кузбассугля.

Фиг. 6. *Abiella* cf. *subovata* (Jones). Стр. 18. Лев. створка. X 3. Ленинск, скваж. 129 глуб. 248.12 м, между пл. 8 и 9 Егозовской толщи, в 4 м от кр. пл. Бреевского, ерунаков. подсвита кольчугин. св., геол.-разв. отд. Рудоупр.

Фиг. 7. *Abiella subovata* (Jones). Стр. 18. Часть левой створки. X 3. Скваж. 50, глуб. 185.00 м. Н.-и. угольн. и-т Кузбассугля.

Фиг. 8. *Abiella subovata* (Jones). Стр. 18. Прав. створка. X 3. Лев. бер. р. Томи, у дер. Лачиновой, ерунаков. подсвита кольчугин. св., обр. № 164, М. Ф. Нейбург, 1935.

Фиг. 9. *Abiella* cf. *tomiensis* (Ragozin). Стр. 19. 2 ядра с частями стенок лев. створки. X 4. Скваж. 109, глуб. 48.90 м, обр. № 827. Н.-и. угольн. и-т Кузбассугля.

Фиг. 10. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov. Стр. 20. Лев. створка. X 3. Скваж. 69, глуб. 238.20 м, обр. № 417. Н.-и. уг. и-т Кузбассугля.

Фиг. 11. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov. Стр. 20. Лев. створка. X 4. Ленинск, скваж. 211, глуб. 34.16 м, в 2 м от почвы пл. Промежуточного, ерунаков. подсвита кольчугин. св., обр. № 782, геол.-разв. отд. Рудоупр.

Фиг. 12. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov. Стр. 20. Лев. створка. X 2. Ленинск, скваж. 171, глуб. 205 м, 6 м от почвы пл. 4-го Поджуринского, ерунаков. подсвита кольчугин. св., обр. № 468, геол.-разв. отд. Рудоупр.

Фиг. 13. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov. Стр. 20. Отпечаток прав. створки. X 4. Скваж. 61, глуб. 54.00 м, обр. № 209. Н.-и. угольн. и-т Кузбассугля.

Фиг. 14. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov. Стр. 20. Прав. створка. 14 a — нат. вел.; 14b — X 3. Ленинск, скваж. 88, глуб. 112.70—123.80 м, обр. № 3121.

Фиг. 15. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov. Стр. 20. Отпечаток прав. створки. X 3. Оттуда же, что и фиг. 14.

Plate VI

Fig. 1. *Abiella subovata* (Jones). P. 18. Right valve. X 3. Leninsk, bore-hole 185, depth 141.08 mt. 4 mt. from the top of the coal-seam Semejny Erunakova sub-series of Kolchugino series.

Fig. 2. *Abiella subovata* (Jones). P. 18. Cast with a part of the walls of a rigth valve. X 3. Leninsk, bore-hole 169 depth 159.20 mt., 15 mt. from the soil of the coal-seam 5th Podjurinsky, Erunakova sub-series of Kolchugino series.

Fig. 3. *Abiella subovata* (Jones). P. 18. Portion cast of a left valve. X 3. Same locality as fig. 2.

Fig. 4. *Abiella subovata* (Jones). P. 18. Sculptural cast of left valve. X 2. Bore-holed in kolchose, depth 35.50 mt.

Fig. 5. *Abiella subovata* (Jones). P. 18. Left valve. X 3. Bore-hole 68, depth 156.00 mt.

Fig. 6. *Abiella* of *subovata* (Jones). P. 18. Left valve. X 3. Leninsk, bore-hole 129, depth 248.12 mt. between coal-seams 8 and 9 of Egozova beds, 4 mt. from the top of the coal-seam Breevo, Erunakova sub-series of Kolchugino series.

Fig. 7. *Abiella subovata* (Jones). P. 18. Portion of a left valve. X 3. Bore-hole 50, depth 185.00 mt.

Fig. 8. *Abiella subovata* (Jones). P. 18. Right valve. X 3. Left bank of the Tom river, at Latchinova Village, Kolchugino series.

Fig. 9. *Abiella* cf. *tomiensis* (Ragozin). P. 19. 2 casts with parts of the walls of a left valve. X 4. Bore-hole 109, depth 48.90 mt.

Fig. 10. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov. P. 20. Left valve. X 3. Bore-hole 69, depth 233.20 mt.

Fig. 11. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov. P. 20. Left valve. X 4 Leninsk, bore-hole 211, depth 34.16 mt. 2 mt. from the soil of the coal-seam Promejutochny, Erunakova sub-series of Kolchugino series.

Fig. 12. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov. P. 20. Left valve. X 2. Leninsk, bore-hole 171, depth 205 mt. from the soil of the coal-seam 4th Podjurinski Erunakova sub-series of Kolchugino series.

Fig. 13. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov. P. 20. Impression of a right valve. X 4. Bore-hole 61, depth 54.00 mt.

Fig. 14. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov. P. 20. Right valve. Fig. 14a — nat. size, fig. 14b — X 3. Leninsk, bore-hole 88, depth 112.70—123.89 mt.

Fig. 15. *Abiella concinna* (Jones) var. *angustistriata* Fedotov. P. 20. Impression of a right valve. X 3. Same locality as fig. 14.

Оглавление

Стр.

И. И. Шмальгаузен. Памяти академика А. Н. Северцова 3

БИОЛОГИЯ

Н. И. Драгомиров. Экспериментальная индукция сетчатки у зародышей амфибий 9

БИОХИМИЯ

А. Л. Курсанов, Н. Н. Крюкова, и А. С. Морозов. Влияние температуры на обратимость действия инвертазы в растениях в связи с их холодо- и жароустойчивостью 51

ГЕНЕТИКА

Ю. Я. Керкис. О возможности сенсибилизации генов 67

Ю. Я. Керкис. Частота мутаций, влияющих на жизнеспособность *Drosophila melanogaster* . . . 75

А. А. Прокофьева-Бельговская. Инертный район в субтерминальной части Х-хромосомы *Drosophila melanogaster* . . . 97

ЗООЛОГИЯ

Н. Я. Кузнецов. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение 105

А. М. Судиловская. О распространении и систематических особенностях некоторых птиц Восточного Туркестана 117

О. А. Чернова. Новое семейство поденок (Ephemeroptera) . . . 129

Sommaire

Pag.

Obituary 3

BIOLOGIE

N. Dragomirow. Experimental Induction of Retina in Embryos of Amphibians 48

BIOCHIMIE

A. Kursanov, N. Krjukova and A. Morosov. Influence of Temperature Upon the Reversible Action of the invertase in Plants in Connection with their Resistance to Cold and Heat 65

GENETIQUE

Jul. Kerkis. On the possibility of Increasing the Gene Mutability by X-ray Preatment of the Organism at the Early Stage of Development 74

Jul. Kerkis. A Study of the Frequency of Lethal and Detrimental Mutations in *Drosophila* 86

A. A. Prokofyeva-Belgovskaya. The Inert Region in the Subterminal Part of the X-chromosome of *Drosophila melanogaster* . . . 101

ZOOLOGIE

N. J. Kusnezov. The Arctic Fauna of Eurasia and its Origin 111

A. M. Sudilowskaya On Distribution and Systematic Regularities of Some Birds of East-Turkhestan 125

O. A. Tshernova. Sur une nouvelle famille Ephemeroptera 134

Стр.

МИКРОБИОЛОГИЯ

Н. А. Красильников. Проактиномицеты 139

М. И. Гольдин. Действие серного эфира на бактериофаги 173

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

А. В. Мартынов. О новом пермском отряде прямокрылых насекомых *Glossel ytrodea* . . . 187

А. А. Борисяк. Об остатках анхитерия из среднемиоценовых отложений Северного Кавказа . 207

Д. М. Федотов. Пелециподы из угленосных отложений преимущественно промышленных районов Кузнецкого бассейна . . 219

Pag.

MICROBIOLOGIE

N. A. Krassilnikov. Proactinomyces. 170

M. I. Goldin. Effects of Sulphuric Ether on Bacteriophages 182

PALEONTOLOGIE

A. Martynov. On a New Permian Order of Orthropteroid Insects — *Glosselytrodea* 201

A. Borissiak. On the Remains of *Anchitherium* from the Middle-Miocene of North Caucasus . . . 218

D. M. Fedotov. The Pelecypoda from the Coal-Bearing Deposits Chiefly from the Indu-strial Districts of the Kuznetsk Basin . 248

Технический редактор Е. Шнобель

Сдано в набор 9/I 1938 г. Подписано к печати 8/III 1938 г. Формат 70×107 см. 16¼ печ. л. + 7 вклеек. 45 760 зн. в печ. л.

Уполн. Главлита РСФСР № Б-36140. Тираж 3 250 экз. Заказ 29. АНИ № 817

18-я тип. треста «Полиграфкнига», Москва, Шубинский пер., д. 10

52